



**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

Estudio de los mecanismos que favorecen la restauración forestal en zonas degradadas: facilitación, forma del bosque y estrategias de propagación



Ana Inés Gómez Milder

Salamanca 2015

Estudio de los mecanismos que favorecen la restauración forestal en zonas degradadas: facilitación, forma del bosque y estrategias de propagación.

Memoria presentada por Dña. Ana Inés Gómez Milder para aspirar al Grado de Doctor en Ciencias Biológicas

El trabajo de investigación se ha llevado a cabo en el Área de Ecología de la Universidad de Salamanca (Departamento de Biología Animal, Ecología, Parasitología, Edafología y Química Agrícola) y en el Área de Ecología de la Universidad de Valladolid (Departamento de Ciencias Agroforestales)



ÁREA DE ECOLOGÍA



ÁREA DE ECOLOGÍA

La Doctoranda
Fdo. **Ana Inés Gómez Milder**

DIRECTORAS DE LA TESIS:

Las doctoras Dña. Belén Fernández Santos y Dña. Carolina Martínez Ruiz, co-directoras de la tesis doctoral titulada “Estudio de los mecanismos que favorecen la restauración forestal en zonas degradadas: facilitación, forma del bosque y estrategias de propagación”, elaborada por Ana Inés Gómez Milder, consideran que reúne los requisitos necesarios para ser defendida y, por lo tanto, AUTORIZAN su presentación y defensa ante el tribunal correspondiente en la Universidad de Salamanca.

Vº Bº Dra. Belén Fernández Santos Vº Bº Dra. Carolina Martínez Ruiz

Salamanca 2015

En primer lugar, mi más sincero agradecimiento a mis directoras, Carolina Martínez Ruiz y Belén Fernández Santos, por guiarme por este camino nada fácil, por su paciencia infinita, entendiendo mis circunstancias un tanto especiales y ayudándome en todo lo posible. Muchas gracias por vuestro apoyo y por animarme continuamente a que terminase, sin vuestra ayuda no habría sido posible.

A mi marido, David, por estar a mi lado tanto en los momentos buenos como en los malos, por su apoyo y comprensión y por haber creído siempre en mí. Y a mis hijos, Alonso, Sofía y Pablo, que hasta en los momentos de mayor cansancio son capaces de arrancarme una sonrisa, son la alegría de la casa.

A mi hermano, Carlos, y a mis amigas de toda la vida, Carolina y Marta, por esos cafés en los que nos desahogamos tanto y nos hacen sentirnos mucho mejor.

Un especial agradecimiento a mis padres, Jesús y Terry, que siempre han creído en mí y que me han apoyado incondicionalmente a lo largo de toda mi vida. Sin su ayuda me habría resultado imposible llevar a cabo este trabajo, sobre todo en los últimos meses, tras el nacimiento de mi tercer hijo.

Otra vez, a mi padre, Jesús Gómez Riesco, por su ayuda en los trabajos de campos, así como a Beatriz Gómez Fraile y Elvira Salazar por su ayuda en los trabajos de campo y laboratorio.

Finalmente, agradecerle a la empresa minera UMINSA (Unión Minera del Norte, S.A.) la información sobre los procedimientos de restauración y el permiso para trabajar en los huecos mineros restaurados. A la Agencia Nacional de Meteorología que ha proporcionado los datos meteorológicos. Estas investigaciones han sido posibles gracias al apoyo económico de los Proyectos: (1) 18I-QCB (julio 2006-junio 2007) de la Fundación CajaCírculo, titulado **“Influencia de la forma del borde del bosque sobre la colonización de leñosas, en áreas mineras restauradas (noroeste de la provincia de Palencia)”**; (2) 18I PJJ (octubre 2008-marzo 2009), contrato suscrito con la empresa UMINSA bajo el título **“Estudio de los mecanismos que favorecen la restauración forestal en áreas mineras del noroeste de la provincia de Palencia: facilitación leñosa-leñosa y estrategias de propagación”**; (3) VA042A10-2 (periodo 2010-2012) de la Junta de Castilla y León, titulado **“Papel de los matorrales en la reforestación (con quercíneas) de zonas con estrés hídrico”**; y (4) del Proyecto titulado **“Reforestación con especies de *Quercus* de zonas con estrés hídrico en Castilla y León: papel de los matorrales de leguminosas e importancia de la variabilidad intrapoblacional de las quercíneas”** financiado por el Vicerrectorado de Investigación de la Universidad de Salamanca en 2014, dentro del Programa I: Programa de financiación de grupos de investigación.

Índice

Resumen	1
Capítulo 1. Introducción general	
Minería, restauración y sucesión ecológica	5
Restauración de minas de carbón en Palencia: factores limitantes	7
Colonización de leñosas desde el borde del bosque	9
Micrositios favorables para el establecimiento de quercíneas	12
Estrategias de propagación.....	16
Objetivos e hipótesis	17
Estructura de la memoria	19
Referencias bibliográficas	20
Capítulo 2. Área de estudio	
Descripción del área de estudio	33
Descripción de los sitios de muestreo	36
Descripción de los suelos mineros	38
Referencias bibliográficas	39
Capítulo 3. Colonization patterns of woody species on lands mined for coal in Spain: preliminary insights for forest expansion	
Resumen	43
Abstract	44
Introduction	44
Materials and methods	45
Results	49
Discussion	51
Conclusions	54
References	55
Capítulo 4. Forest edge shape influence on woody species colonization and forest expansion on degraded ecosystems	
Resumen	61
Abstract	62
Introduction	62
Methods	64
Results	66
Discussion	71
Conclusions and management implications	76
References	77
Capítulo 5. Regeneración natural de <i>Quercus petraea</i> en minas de carbón restauradas: papel de los matorrales nativos como plantas nodriza	
Resumen	83
Introducción	84
Materiales y métodos.....	86
Resultados	89
Discusión	93
Conclusiones	99
Referencias bibliográficas	100

Capítulo 6. Estrategias de propagación de tres especies leñosas colonizadoras de minas de carbón: <i>Quercus petraea</i>, <i>Cytisus scoparius</i> y <i>Genista florida</i>	
Resumen	109
Introducción	110
Materiales y métodos.....	113
Resultados	117
Discusión	127
Conclusiones	135
Referencias bibliográficas	136
Anexo fotográfico	141
Capítulo 7. Síntesis	147
Capítulo 8. Conclusiones generales e implicaciones para la restauración.....	163

Resumen

La presente Tesis Doctoral tiene como objetivo general estudiar la colonización natural de leñosas, en un antiguo hueco minero restaurado (en el sentido que suele emplearse en gestión ó por gestores) quince años atrás en el norte de la provincia de Palencia, bajo condiciones climáticas sub-mediterráneas. En particular, se pretende: 1) describir el patrón de colonización de las principales especies leñosas colonizadoras en función de la variabilidad espacial de los principales parámetros edáficos y microclimáticos, a lo largo del gradiente borde de bosque-mina; 2) evaluar la influencia de la forma del borde bosque-mina en la intensidad y distancia de la colonización de especies leñosas; 3) evaluar la expansión natural de los bosques de *Q. petraea* en minas de carbón restauradas y caracterizar los micrositios favorables en el área minera para el establecimiento de las plántulas; y, por último, 4) identificar y cuantificar las estructuras de regeneración (semilla, rebrote) de las principales leñosas colonizadoras de minas de carbón restauradas (*Quercus petraea*, *Cytisus scoparius* y *Genista florida*), en función del ambiente (bosque o mina).

Los resultados muestran la existencia de un gradiente en las condiciones ambientales que determina diferencias en la composición de especies de las comunidades de plantas leñosas, desde el bosque más denso, húmedo y sombrío sobre suelos ácidos y ricos en nutrientes hasta el pastizal oligotrófico, más abierto y más seco. Además, se ha observado que la colonización se concentra en las proximidades del borde del bosque debido a las condiciones micro-ambientales de los ecotonos, así como a los mecanismos de dispersión de las distintas especies. La colonización está dominada por *C. scoparius* y *G. florida* (con poca presencia en el bosque), que son especies mediterráneas que normalmente predominan en las fases de degradación del bosque; mientras que *Q. petraea* (especie dominante en el bosque) ve limitada su colonización por su escasa plasticidad fenotípica, así como por sus mecanismos de dispersión (barocoria y zoocoria). Por tanto, la composición de especies leñosas del bosque no es un buen predictor ni de la intensidad de colonización ni de la composición de especies de la mina.

Además, se ha encontrado que la intensidad de colonización cambia en función de la forma del borde, es decir, hay un mayor número de especies colonizadoras y la intensidad de colonización de algunas especies es mayor en los borde cóncavos que en los convexos. Por otro lado, la mayor intensidad y frecuencia de ramoneo se concentra en los primeros metros desde el borde del bosque, siendo máxima en las convexidades. Por tanto, las características de borde tienen un gran potencial para ser utilizados en la restauración de bosques autóctonos basándose en los procesos naturales, tanto en zonas mineras como en otras áreas degradadas.

Si nos centramos en la colonización de *Q. petraea* observamos que la densidad de plántulas disminuye notablemente desde el bosque inalterado hacia el centro de la mina y que la mayor parte de estas plántulas se localizan bajo altas coberturas de matorral, sobre todo de *G. florida*, en los dos ambientes de mina estudiados. Por tanto, existe un efecto positivo de los arbustos en el establecimiento de las plántulas de *Q. petraea* en la mina, que se incrementa a medida que el ambiente se vuelve más estresante (desde el borde del bosque hacia el centro de la mina), y se debe a las distintas características estructurales de los matorrales en cada ambiente de mina. Estos resultados apoyan la idea de usar los matorrales como especies ingenieras de los ecosistemas, para incrementar la heterogeneidad en condiciones micro-ambientales en huecos mineros restaurados, de cara a impulsar el establecimiento de especies sucesionales tardías de *Quercus*.

En cuanto a las estrategias de propagación, *Q. petraea* sólo muestra regeneración vegetativa en el bosque, a partir de rebrote de raíz lateral, pero su contribución es muy baja, tanto en número de individuos como en biomasa. La regeneración de *C. scoparius* tiene lugar exclusivamente vía germinativa en ambos ambientes y la de *G. florida* mayoritariamente vía germinativa, y únicamente en la posición de la mina más alejada del bosque se regenera vegetativamente a partir de raíces laterales. La época del año más adecuada para estudiar la regeneración de las tres especies en el noroeste de Palencia parece ser el invierno. Únicamente en el caso de los individuos de *Q. petraea* parece existir una tendencia a que disminuya la relación entre la biomasa aérea y la subterránea al pasar del ambiente de bosque al de la mina. Para las leñosas sub-arbóreas se observa, sin embargo, una posible tendencia al aumento de la relación biomasa aérea/subterránea dentro de la escombrera minera al aumentar la distancia al borde del bosque.

Palabras clave: coenoclina; gradiente bosque-mina; clima sub-mediterráneo; norte de España; forma del borde; herbivoría; minería a cielo abierto; roble albar; facilitación; expansión del bosque; rebrote; semilla; influencia del ambiente; densidad y biomasa; reclutamiento; ratio biomasa aérea:subterránea.

Capítulo 1



Capítulo 1. Introducción general

Minería, restauración y sucesión ecológica

La minería a cielo abierto es una actividad industrial que ha alterado extensas áreas en numerosos países (Bradshaw & Chadwick 1980; Burrows 1984; Cooke & Johnson 2002), generando grandes impactos ambientales (Martínez-Ruiz & Fernández-Santos 2001), cuya restauración es una necesidad urgente. La restauración efectiva de las minas a cielo abierto es un proceso complejo, dificultado principalmente por la total eliminación de la vegetación y el suelo (Herath *et al.* 2009; Alday *et al.* 2014). Sin embargo, existen requisitos legales para velar por la calidad de las restauraciones (Cooke & Johnson 2002; Moreno de las Heras *et al.* 2008). En España las actuaciones de restauración están siendo impulsadas, tanto en el ámbito nacional como autonómico, a medida que se va haciendo operativa la normativa existente o se aprueban nuevas normas legales de protección del medio ambiente (Martínez-Ruiz *et al.* 1996). El artículo tercero de la Orden de 13 de junio de 1984, sobre el contenido mínimo de los planes de explotación y restauración de explotaciones de carbón a cielo abierto, dice textualmente: *“La restauración exigible se graduará en función de la fisionomía, configuración, características, valor y usos del suelo con anterioridad al inicio de las labores, procurando devolver a los terrenos las posibilidades de utilización que tuvieron antes de la explotación. En el caso de que ello supusiera un coste económico que hiciera inviable el aprovechamiento, la Administración podrá aceptar un acondicionamiento que confiera al terreno una utilización distinta a la que tuviera con anterioridad a la explotación. El mismo criterio se seguirá cuando pueda darse al terreno un tratamiento que mejore sus posibilidades de utilización”*.

Los resultados de las iniciativas de revegetación emprendidas sobre sustratos mineros son a menudo desalentadores por la falta de conocimiento sobre los principios ecológicos involucrados (Martínez-Ruiz *et al.* 2007). La revegetación debería consistir en actuar en diferentes estadios del desarrollo de la comunidad vegetal (Luken 1990), para acelerar y dirigir la sucesión hacia la formación de un ecosistema maduro y autosuficiente (Comín 2002; Zamora 2002). En la práctica, sin embargo, la mayoría de los esfuerzos se centran en los estadios iniciales, para conseguir un rápido establecimiento de las comunidades de plantas, capaz de frenar la erosión y la dispersión de la contaminación, y se suele olvidar el desarrollo a largo plazo de la comunidad vegetal (Luken 1990). Para evitar esto, sería de gran importancia basar los programas y decisiones sobre restauración en el conocimiento de los mecanismos de la sucesión y de los procesos ecológicos naturales (Comín 2002; Zamora 2002; Tischew & Kirmer 2007; Prach & Hobbs 2008; Prach & Walker 2011; Alday *et al.* 2013; Prach *et al.* 2014). Por lo tanto, para mejorar la toma de decisiones durante la gestión de la restauración es fundamental un mayor conocimiento de los mecanismos que condicionan el

establecimiento de la vegetación y los procesos sucesionales que se producen durante la restauración de estas minas (Alday *et al.* 2013). Además, a medida que se lleva a cabo la propia restauración, se presenta una excelente oportunidad para estudiar la dinámica de la sucesión en este nuevo ecosistema creado por el hombre (Bradshaw 1997; Alday *et al.* 2010, 2011c) y valorar la eficacia de los procesos naturales frente a las medidas de restauración más técnicas usadas en ingeniería (Hodačová & Prach 2003; Prach & Hobbs 2008).

La restauración propiamente dicha consiste en el reacondicionamiento de los terrenos alterados por el hombre con el objetivo de restablecer, en la medida de lo posible, las condiciones originales (Cifuentes-Vega 1997; Odum & Odum 2003). Cuando el objetivo es intentar un aprovechamiento nuevo y sustancialmente diferente al que correspondería a la situación primitiva, se habla de rehabilitación o recuperación (Cifuentes-Vega 1997). En particular, la rehabilitación hace referencia a una restauración a medio camino, en la que no es posible retornar al ecosistema original y se queda en un estadio anterior en el tiempo (Bradshaw 1997); mientras que la recuperación pretende reconstruir un ecosistema nuevo y sustancialmente diferente del anterior, bien para ser explotado o por resultar imposible la reconstrucción del ecosistema original, por ejemplo, por haberse perdido totalmente el suelo (Bradshaw 1997).

Todo proyecto de restauración, tanto de restauración propiamente dicha, como de rehabilitación o recuperación, debería hacerse con base ecológica, es decir, sustentándose en el conocimiento del medio, adoptando soluciones que se pongan de manifiesto en el propio entorno del espacio a restaurar. Según Zamora (2002) la restauración constituye un reto formidable para los ecólogos, ya que nos sirve para comprobar la solidez de nuestros conocimientos, para poner a punto nuevas técnicas y validar modelos predictivos. Además, plantea la restauración como un ejercicio de Ecología de sistemas, en el que se pretende aplicar lo que se sabe sobre la sucesión ecológica: si somos capaces de restaurar con éxito un ecosistema de verdad conocemos como funciona dicho ecosistema. Como dice Bradshaw (1983, 1996): *"restoration is an acid test of our ecological understanding"* (la restauración es un crudo test de nuestro conocimiento ecológico).

En este sentido, la restauración ecológica se considera como la aplicación práctica de acciones de gestión, utilizando los conceptos de sucesión para restaurar ecosistemas autosuficientes en áreas degradadas (Walker *et al.* 2006; Hobbs *et al.* 2007). Por tanto, es necesaria una mejor comprensión de los mecanismos que rigen los procesos de sucesión en terrenos recuperados tras la minería. Un primer desafío es identificar los factores ambientales que impiden o restringen la sucesión del ecosistema (Del Moral *et al.* 2009).

Restauración de minas de carbón en Palencia: factores limitantes

La restauración de áreas degradadas por la minería tiene bastante tradición en países desarrollados como son: EE.UU., Canadá, Australia o Reino Unido. Sin embargo, en España, no se comenzó a aplicar técnicas de restauración hasta hace unos 35 años aproximadamente. En particular en el norte de Palencia, la restauración de minas de carbón a cielo abierto consistía, inicialmente, en el rellenado del hueco hasta alcanzar la topografía original y la creación de un suelo estable. Algunos estudios sugieren que el añadido de una capa de tierra vegetal, especialmente en zonas bajo condiciones medioambientales extremas como son estas áreas mineras, puede favorecer el establecimiento de la vegetación mediante la mejora de las propiedades del suelo (Holl 2002) y, por lo tanto, incrementa la probabilidad del re-establecimiento de las especies de plantas y microorganismos nativos (Martínez-Ruiz & Marrs 2007; Alday *et al.* 2011b). En concreto, se ha demostrado que la mejora de las propiedades edáficas es importante a la hora de favorecer el establecimiento de plantas sobre estériles de carbón en ecosistemas mediterráneos, al superarse las limitaciones físico-químicas (Alday *et al.* 2011b). Además, se ha observado que el establecimiento de vegetación directamente sobre los estériles de mina, es decir, sin añadir previamente una capa de tierra vegetal, es muy lento, incluso después de transcurridos 40 años, generando comunidades muy inestables Alday *et al.* (2010). Más recientemente, se ha empezado a aplicar una restauración más técnica mediante la introducción de semillas de especies herbáceas (Alday *et al.* 2011a). Normalmente estas especies se aplican mediante siembra o hidrosiembra (Gonzalez-Alday *et al.* 2008) con el fin de contrarrestar la falta de semillas del banco del suelo (Gonzalez-Alday *et al.* 2009). En otras zonas se ha comprobado que esta técnica no siempre resulta exitosa y, a menudo, la fase inicial de establecimiento resulta ser un fracaso (Vandvik *et al.* 2005) debido, principalmente, al empleo de mezclas comerciales de semillas alóctonas (Martínez-Ruiz *et al.* 2007).

Como resultado de estas prácticas habituales de restauración en el norte de Palencia, se instala un tapiz herbáceo, más o menos continuo de especies introducidas alóctonas. A partir de ahí ya no tiene lugar ninguna intervención humana de restauración y simplemente actúan los mecanismos propios de la sucesión ecológica, permitiendo en el mejor de los casos la colonización natural de especies nativas (herbáceas y leñosas) desde las comunidades adyacentes. Si la colonización desde zonas colindantes es activa puede que no sea necesaria la introducción de especies mediante hidrosiembra, y resulte más efectiva la inversión en activar los procesos naturales de colonización (Prach & Pyšek 1994, 2001; Martínez-Ruiz *et al.* 2007; Martín-Sanz *et al.* 2015). La colonización natural de las áreas restauradas es un aspecto fundamental en la restauración, ya que favorece la creación de un ecosistema de composición florística más parecida al adyacente, con especies que se encuentran más adaptadas a la zona (Wong & Bradshaw 2002; Kirmer *et al.* 2008;

Bochet *et al.* 2010; Alday *et al.* 2011c; de la Riva *et al.* 2011; Comín 2010) que le confieren mayor seguridad funcional (ecosistema autosuficiente). Por ello, sería muy interesante tener en cuenta la colonización natural en los planes de restauración, ya que se pueden reducir costes como los de introducción de ciertas especies. Sin embargo, hay dos aspectos clave que pueden condicionar y reducir el éxito de la colonización natural, especialmente de las especies leñosas: la distancia a las fuentes de semillas y el tipo de fuente de semillas más próximo (Wong & Bradshaw 2002; Bochet *et al.* 2007; Alday *et al.* 2013; Coulson *et al.* 2014).

El tipo de fuente de semillas próximo a la zona explotada, es decir, si la vegetación circundante es un bosque, zona de matorral o pastizal, condiciona la colonización natural, pudiendo acelerar o ralentizar la sucesión. En particular, el mantenimiento de vegetación leñosa en los alrededores de las zonas restauradas es importante para favorecer la dispersión zoócora (Herrera & García 2009; Carlo *et al.* 2013) y adelantar en el tiempo el establecimiento de especies sucesionales tardías (Méndez *et al.* 2008; Martín-Sanz *et al.* 2015). Conviene recordar que en las minas restauradas con suelos poco desarrollados es frecuente la escasa presencia de semillas en el banco (González-Alday *et al.* 2009) y la sucesión que se produce puede considerarse más bien sucesión primaria (Martínez-Ruiz *et al.* 2001), de forma que la colonización por parte de especies arbustivas y arbóreas proviene de los alrededores, y cuanto más alejadas estén estas zonas más se retrasará en el tiempo dicha colonización (Alday *et al.* 2013). Por ello, el patrón y duración de la sucesión en minas restauradas no sólo depende del clima y de las propiedades físico-químicas del sustrato (Piha *et al.* 1995 a y b), sino también de la proximidad de áreas fuente de semillas (Titlyanova & Mironycheva-Tokavera 1990; Ryser 1993). Se irá creando un espacio en el borde entre el bosque y la mina que será colonizado de forma más efectiva por las especies cercanas, creando lo que se conoce como frente de colonización. Con el tiempo este frente de colonización se irá desplazando hacia el interior de la mina (Milder *et al.* 2013), así como la curva de la lluvia de semillas, lo que facilitará la recolonización de la zona por parte de las especies de los alrededores y, en especial, de las que presentan limitada capacidad de dispersión (Alday *et al.* 2011c, 2013). Por su parte, los mecanismos de dispersión a larga distancia (anemocoria y zoocoria) permitirán el acceso de semillas desde áreas más alejadas, así como hacia zonas de la mina más alejadas del bosque circundante, siendo especialmente importante el papel de los arrendajos (Kollmann & Schill 1996, Gómez *et al.* 2003; Den Ouden *et al.* 2005) y roedores (Gómez *et al.* 2003, 2008) en la dispersión de bellotas en ambientes mediterráneos. Teniendo en cuenta que el transporte de semillas desde los alrededores de las zonas degradadas es decisivo para el futuro de la revegetación (Martínez-Ruiz & Marrs 2007), se han impulsado algunos estudios sobre cómo favorecer la propagación de semillas de árboles y arbustos mediterráneos, como base para la restauración y para la conservación de la diversidad de plantas (Piotto & Di Noi 2001).

Las condiciones iniciales, en cuanto a las características del suelo y los tratamientos de revegetación llevados a cabo, y los factores ambientales, como son el clima y la presencia de manchas del bosque original, parecen ser también importantes condicionantes de la sucesión vegetal en minas restauradas (Moreno de las Heras *et al.* 2008). Estudios recientes han identificado que, tras las labores iniciales de restauración minera, la vegetación permanece en un estadio sucesional temprano o en un estado de sucesión detenida (‘arrested succession’), cuando las condiciones son hostiles para la colonización y el establecimiento de especies sucesionales tardías (Boyes *et al.* 2011). Se sabe que las especies pueden responder a las variaciones, a pequeña escala, en disponibilidad de luz (Chen *et al.* 1995; Bragazza 1997; Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2008; Dalmagro *et al.* 2014), pH (Anderson *et al.* 1995; Chytrý *et al.* 2003; Dubuis *et al.* 2013; Jansen & Oksanen 2013), temperatura y humedad del suelo (Andrus *et al.* 1983; Chen *et al.* 1995) o nutrientes (Werner & Platt 1976; Johnson & Weding 1997; Cornwell & Grubb 2003; Fischer *et al.* 2014) a lo largo del gradiente bosque–mina, mientras que los factores climáticos parecen cobrar mayor importancia a escalas más amplias (Westman 1991; Siefert *et al.* 2012; Madrigal-González *et al.* 2014). Por tanto, el comportamiento de las especies a lo largo del gradiente bosque–mina también determina el éxito en su establecimiento, una vez que logran llegar allí. Por otro lado, en zonas donde los factores ambientales tienen menor influencia, parece que la distancia a la fuente de semillas se convierte en el gran condicionante para el desarrollo de la vegetación (Moreno de las Heras *et al.*, 2008). Por todo ello, un estudio en mayor profundidad de los mecanismos y factores ambientales que controlan la dinámica de la vegetación de estos ecosistemas mineros es necesario para diseñar métodos de restauración capaces de conseguir una restauración paisajística rápida y eficaz (Alday *et al.* 2010; Martínez-Ruiz & Marrs 2007).

Colonización de leñosas desde el borde del bosque

La minería de carbón a cielo abierto afecta a unas 5.000 ha en el norte de las provincias de León y Palencia (Alday *et al.* 2011b). A pesar de que en la mayor parte de estas áreas se ha aplicado alguna técnica de restauración, éstas no siempre han conseguido generar ecosistemas autosuficientes (Alday *et al.* 2010), que era el objetivo final que se perseguía con la realización de dicha restauración. Como consecuencia de la minería del carbón y de su posterior restauración ambiental, se ha producido en la franja norte de la provincia de Palencia una zonación del paisaje. Es decir, se ha generado una variación espacial en la estructura física y biológica de las comunidades, debido a que las superficies restauradas se han convertido en heridas que cicatrizan en el seno de una matriz “natural”, que en muchos casos es un bosque de quercíneas (Milder *et al.* 2013).

En estas minas del norte de Palencia (González-Alday 2005) y en otras de Norteamérica (Ashby *et al.* 1980, 1985; Evans 1980; Larson, 1984; Harman *et al.* 1985) se ha visto que el pastizal va siendo colonizado por las especies leñosas desde el borde del bosque, así como por otras especies, tanto leñosas como herbáceas, presentes en el banco del suelo o diseminadas desde zonas más alejadas por el viento o los animales. En estas circunstancias, la dinámica de la nueva comunidad vegetal que surge en el área minera recuperada variará no sólo temporalmente sino también espacialmente (Matlack 1994; Saunders *et al.* 1999; Newmak 2001). El proceso vendrá fuertemente determinado por las interacciones entre el borde del bosque y la nueva mancha de vegetación, inicialmente herbácea (Bramble & Ashley 1955; Brenner 1978; Boring & Swank 1984; Burrows 1984; López-Barrera 2004; López-Barrera *et al.* 2005), y probablemente se verá influenciado por la geometría de esta última. La matriz de bosque, como fuente de semillas o rebrotes, determinará en parte la composición de especies de las leñosas colonizadoras (Hardt & Forman 1989; Milder *et al.* 2008), pues a menudo no hay un gran banco de semillas en los suelos mineros (González-Alday *et al.* 2009). Los animales ramoneadores que ocupan la matriz de bosque se alimentarán de forma selectiva en la mancha, retardando la colonización de leñosas y también afectando a la composición de especies (Parmenter *et al.* 1985). Por tanto, el ramoneo puede afectar directamente al establecimiento de especies leñosas (Gómez *et al.* 2003; López-Barrera *et al.* 2005), así como indirectamente a las pocas semillas dispersadas hasta los microhábitats de alta calidad (Callaway 1992; Rousset & Lepart 2000).

Los bordes que se generan entre los distintos ecosistemas o elementos del paisaje afectan a muchos aspectos ecológicos, ya que actúan como membranas que modulan el intercambio de materia (López-Barrera *et al.* 2007) y organismos (Milder *et al.* 2013). La permeabilidad determinada por distintos tipos de bordes (suaves o abruptos) tiene importantes implicaciones en términos de la conservación y la regeneración de los bosques, así como en el manejo de la vida silvestre (López-Barrera 2004; Murcia 2005; López-Barrera *et al.* 2005, 2007). Esto se debe a que, como indican Stamps *et al.* (1987), los bordes abruptos (bordes impermeables) actúan como barreras que nunca son cruzadas por los organismos especializados en un hábitat o aquellos que corren mayor riesgo de ser consumidos en el hábitat adyacente. Por el contrario, los bordes suaves funcionan como membranas permeables a los organismos emigrantes. Por tanto, si se considera que el movimiento de organismos está sujeto a la permeabilidad de los bordes, y que este movimiento puede determinar la movilidad de las semillas, entonces la permeabilidad también puede afectar a la invasión de especies arbóreas y con ello a la expansión del bosque a partir del borde (López-Barrera 2004; López-Barrera *et al.* 2007).

La forma de los bordes es muy variada (Forman & Moore 1992) y afecta, sin duda, a los procesos ecológicos y a su dinámica (Forman & Moore 1992; Forman 1995). Entre otros aspectos,

puede condicionar su expansión o contracción (Forman & Gordon 1986), ya que la forma de una mancha se interdigita con las formas de las manchas adyacentes, lo que provoca interacciones con la orientación de las fuerzas direccionales del paisaje, como son, el viento y la dispersión de las especies desde las áreas fuente (Hardt & Forman 1989). Muchos de estos efectos derivan de la relación existente entre la forma de la mancha de vegetación, las interacciones con la matriz del entorno y el transporte interno de la propia mancha (Forman 1986; Forman & Gordon 1986; Hardt & Forman 1989).

Algunos estudios sobre la fragmentación de bosques han probado hipótesis mecanicistas sobre el efecto del borde en procesos ecológicos tales como las interacciones planta-animal (López-Barrera 2004). Murcia (1995) ya enfatizó la necesidad de abordar estudios que probaran hipótesis mecanicistas de los efectos del borde, pues la mayoría de los existentes describían únicamente patrones estáticos. En un principio los estudios se enfocaron principalmente hacia la descripción de la composición y estructura de la vegetación a diferentes distancias a partir del borde del bosque respecto al interior del mismo (Chen *et al.* 1992; López de Casanave *et al.* 1995; Jose *et al.* 1996; Benitez-Malvido 1998; Euskirchen *et al.* 2001), y a relacionar los patrones de vegetación con variables microclimáticas (Murcia 1995), principalmente los cambios de luz, temperatura y humedad del suelo (Williams-Linera 1990a; Chen *et al.* 1995; Jose *et al.* 1996; Kapos *et al.* 1997).

Por todo ello, las características de los bordes tienen un gran potencial para ser utilizados en la restauración de espacios degradados. Aprovechando la localización en el paisaje de los ecotonos y la creación de los mismos, se puede colaborar con la naturaleza en su propia recuperación (Martín-Ovelleiro 2001). Este campo pionero puede ofrecer grandes posibilidades en la conservación del territorio (Murcia 1995) y en la gestión de zonas degradadas por la minería del carbón, como sucede en la franja norte de la provincia de Palencia. La información derivada de los estudios sobre la influencia de la forma de los bordes en la colonización de leñosas permitirá a los gestores acelerar la sucesión natural (Hardt & Forman, 1989), mediante la manipulación de la forma del borde a una escala de tan sólo unas decenas de metros. Articulando el borde en una serie de concavidades y convexidades se podría acelerar el proceso de sucesión, se aumentaría el área de borde, se incrementaría la cantidad de hábitat para la fauna y la diversidad del paisaje (McCaffer & Creed 1969; Kimmel & Samuel 1978; Brenner & Nelly 1981; Debussche *et al.* 1982; Romme & Knight 1982; McDonnell & Stiles 1983; Burrows 1984; Hardt & Forman 1989; Lucas 1990; Whisenant 1995).

Micrositios favorables para el establecimiento de quercíneas

Otro aspecto muy importante a tener en cuenta en la dinámica sucesional de las comunidades de plantas son las características de las especies, tanto leñosas como herbáceas, que se instalan primero, ya que pueden condicionar el establecimiento posterior de otras especies, debido a que las especies pioneras pueden modificar el medio facilitando, tolerando o inhibiendo la instalación de otras especies (Begon *et al.* 1988). Como es normal en un proceso sucesional, en las minas de carbón restauradas en el norte de Palencia se ha comprobado que el desarrollo de la vegetación herbácea se acompaña, con mucha frecuencia, de un incremento en la colonización y densidad de los matorrales autóctonos con el tiempo (Alday *et al.* 2011 b, c). Este aspecto es de gran importancia puesto que diversos estudios demuestran que los matorrales autóctonos pueden facilitar y acelerar los procesos de sucesión (Pugnaire & Lázaro 2000; Callaway *et al.* 2002; Jordano *et al.* 2002; Alday *et al.* 2014). Por lo tanto, algunos de estos matorrales pioneros pueden ejercer un efecto facilitador, acelerando los procesos de colonización de otras especies leñosas (arborescentes o arbustivas), no sólo por modificar las condiciones microclimáticas bajo su cubierta (Moro *et al.* 1997a, b), al disminuir el estrés hídrico debido a la modificación de la radiación incidente, a cambios en la iluminación y en la temperatura del aire y suelo; sino también por la protección que ofrecen frente a los herbívoros, que pueden limitar el reclutamiento de nuevos individuos impidiendo la regeneración y expansión de las poblaciones (Pugnaire 2001; Zamora *et al.* 2001; Gómez *et al.* 2003). El resultado de estas interacciones positivas es que se produce un aumento de la diversidad, producción y cobertura vegetales (Gutiérrez & Squeo 2004; Echavarría 2008), y se favorece la regeneración de algunas especies forestales que, de otro modo, en algunos hábitats y periodos de tiempo resultaría improbable (Kitzberg *et al.* 2000; Torroba *et al.* 2015; Milder *et al.* en revisión).

Diversos estudios (Pugnaire *et al.* 1996a, b; Moro *et al.* 1997a, b; Castro *et al.* 2002; Jordano *et al.* 2002) han puesto de manifiesto la importancia del papel de la facilitación en la dinámica de las comunidades de plantas en general, y en particular en ambientes duros como son los desiertos, zonas árticas, alpinas o tundras, así como también en marismas. En muchas ocasiones, se observa una tendencia a que las interacciones positivas sean más importantes al aumentar la severidad ambiental (Brooker *et al.* 2008). Por eso los efectos positivos se han estudiado y observado con más frecuencia en zonas de clima árido o semiárido, tanto de la Península Ibérica como de otras partes del mundo, puesto que las interacciones positivas (facilitación) tienden a ser más importantes que las negativas (competencia) en comunidades vegetales sujetas a un elevado estrés hídrico o a una alta presión por herbívoros (Greenlee & Callaway 1996; Callaway 1997; Brooker & Callaghan 1998; Callaway *et al.* 2002), de acuerdo con la hipótesis del gradiente de estrés (SGH hypothesis) de Bertness & Callaway (1994). No obstante, esta hipótesis ha sido discutida y modulada más

recientemente (Maestre *et al.* 2009), al observarse que en las condiciones más extremas vuelve a predominar la competencia frente a la facilitación, de modo que la relación entre facilitación y estrés no es lineal (a mayor estrés mayor facilitación) sino en forma de U (mayor facilitación en condiciones intermedias de estrés).

Por otro lado, se desconoce el resultado de las interacciones leñosa-leñosa (matorral-árbol) en otras zonas y ambientes de la Península con elevado estrés hídrico, bien por cuestiones climáticas, o bien por su grado de alteración por parte del hombre (suelos desestructurados con baja capacidad de retención de humedad y deficiencias nutricionales). En particular, son escasos los estudios que valoran el papel de la facilitación en la restauración de zonas altamente degradadas por actividades humanas, como pueden ser las zonas mineras de carbón a cielo abierto (Torroba-Balmori *et al.* 2015). La posibilidad de que los matorrales tengan también un efecto positivo en la incorporación de leñosas arbóreas en estos ambientes abre grandes perspectivas de cara a la regeneración forestal en dichas áreas. Por tanto, es necesario determinar en qué circunstancias las interacciones positivas cobran mayor importancia en relación con el gradiente ambiental de estrés, bien por la aridez del clima, bien por la escasa capacidad de los suelos para retener la humedad (como es el caso de los estériles de mina; López-Marcos *et al.* 2013), o bien por la deficiencia en nutrientes (como también es el caso de los estériles de mina; López-Marcos 2012). Además, se ha observado que las plantas nodriza también pueden ofrecer protección frente a las heladas del invierno, así como frente al efecto desecador del viento, por lo que también se han encontrado interacciones positivas en ambientes que son extremos debido a las bajas temperaturas (Castro *et al.* 2002).

Teniendo en cuenta, además, que las especies facilitadas con frecuencia se encuentran en el límite de su tolerancia ambiental (extremos de su nicho ecológico potencial), los mecanismos de facilitación podrían contribuir a la expansión de sus áreas de distribución, incrementando la diversidad biológica de la comunidad (Choler *et al.* 2001). Este último aspecto es especialmente interesante en el área de estudio (Guardo, norte de Palencia) ya que coincide con el límite sur del área de distribución de *Q. petraea* (do Amaral Franco 1990), cuyos bosques son de los más amenazados en nuestro país (Oria de Rueda 2003). A pesar de que el clima en la zona sea Mediterráneo sub-húmedo con precipitación media anual en torno a los 900 mm, el periodo de sequía del verano de unos dos meses de duración (julio y agosto) y la baja capacidad de retención de agua de los “suelos” mineros hacen que la disponibilidad hídrica pueda convertirse en el uno de los principales factores limitantes para el establecimiento y posterior crecimiento de las plántulas de roble (Torroba-Balmori *et al.* 2015). En estas condiciones, la presencia de matorrales nodriza permite la supervivencia y favorece el crecimiento de las especies instaladas bajo las mismas, de manera que

el número de individuos de estas especies habitualmente es mayor bajo la protección de dichas plantas nodriza (Castro *et al.* 2002; Torroba-Balmori *et al.* 2015).

Por otra parte, los matorrales pueden ser lugar de refugio de muchas especies animales, además de vegetales (Archer *et al.* 1988), proporcionando materia orgánica de fácil descomposición. Esto unido a los cambios que generan bajo su copa hace que algunas especies arbustivas se consideren como “islas de fertilidad” (García Moya & McKell 1970). La extensión de los sistemas radiculares de los arbustos y otras leñosas facilitadoras, les permite explorar grandes volúmenes de suelo en busca de agua y nutrientes que acumulan para liberar nuevamente en forma de necromasa (Belsky *et al.* 1989; Rhoades 1997; Tiedemann & Klemmedson 1977; Weltzin & Coughenour 1990). Llevan a cabo procesos como el bombeo de agua profunda (Dawson 1993; Emerman & Dawson 1996), la concentración y reconducción del agua de lluvia mediante la copa (Haworth & McPherson 1995; Ko & Reich 1993) y la mejora microclimática (Belsky *et al.* 1989; Georgiadis 1989; Jackson & Ash 1998; Ko & Reich 1993; Tiedemann & Klemmedson 1977), que contribuyen a una mayor actividad microbiana (Rhoades 1997), haciendo del dosel un lugar de acumulación de partículas finas como arcillas y limos, originando un montículo de suelo bajo la copa menos compacto y con mayor porosidad. Esto aumenta la aireación permitiendo el desarrollo y penetración de las raíces, el desarrollo de microorganismos propios del suelo y una mayor tasa de germinación de semillas (Maestre *et al.* 2003). Los microorganismos asociados son importantes para el crecimiento de las plantas, ya que favorecen la asimilación de nutrientes (Davison, 1988), producen hormonas que promueven el crecimiento (Denarie *et al.* 1992), fijan nitrógeno (Farnworth *et al.* 1978), suprimen patógenos (Shippers *et al.* 1987) y permiten la disolución de minerales (Nakas & Klein 1980). Además, las leñosas pueden disminuir el estrés hídrico bajo la cubierta, creando un microclima característico, debido a la modificación de la radiación incidente, a cambios en la iluminación y en la temperatura del aire y suelo, de tal forma que determinadas especies se ven beneficiadas y pueden aumentar su producción y cobertura (Echavarría 2008). Todas estas modificaciones inducidas por los matorrales suponen un efecto positivo sobre la germinación y/o crecimiento de otras especies vegetales y facilitan su establecimiento, al mejorar significativamente las condiciones ambientales. Por tanto, la facilitación parece ser una importante fuerza estructuradora en comunidades naturales de plantas y, en consecuencia, se considera, que podría constituir un mecanismo ecológico que podría ser explotado como herramienta de restauración vegetal, en especial en ambientes severos y altamente perturbados (Brooker *et al.* 2008).

En zonas montañosas de Sierra Nevada (Granada), con ombroclima subhúmedo, se ha puesto de manifiesto que la supervivencia de plantones de *Quercus pyrenaica*, *Q. ilex*, *Acer granatense*, *Pinus Sylvestris* y *P. nigra* mejora significativamente cuando se sitúan al amparo de distintas especies de matorral (Zamora *et al.* 2001; Castro *et al.* 2001; Maestre *et al.* 2003). Por lo que las leñosas

subarbóreas pueden jugar un papel facilitador también para el establecimiento de otras leñosas y ser usadas en la restauración de zonas degradadas (Benayas & Camacho 2004). Es decir, en las minas restauradas la colonización de los matorrales generaría un microambiente bajo su cubierta, modificando la heterogeneidad espacial y temporal, lo que puede favorecer el establecimiento de las especies objetivo, correspondientes a etapas más avanzadas de la sucesión (por ejemplo, en nuestro caso: *Q. pyrenaica* y *Q. petraea*; Alday *et al.* 2014). A pesar del reconocimiento de la importancia de las interacciones positivas en el funcionamiento del ecosistema (llevada a cabo por los matorrales), y de su papel en la restauración de ecosistemas degradados (Whisenant 1999; Pickett *et al.* 2001; Maestre *et al.* 2003), pocos estudios han llevado a cabo experimentos que evalúen en condiciones reales su potencial para la reintroducción de especies de interés.

En definitiva, esta nueva técnica de colocar los plantones o las bellotas en los microhábitats generados por los matorrales, aceleraría el proceso natural de sucesión ecológica, ya que actúan como nichos de regeneración efectivos (Jordano *et al.* 2002). Las escasas plántulas se ubican, generalmente, asociadas a la cobertura de matorrales que actúan como planta nodriza, con efecto protector ante herbívoros, y ante condiciones abióticas adversas (Jordano *et al.* 2002).

La importancia de los arbustos no es sólo por su capacidad por mantener la estructura física de los paisajes y ser refugio para especies animales, sino también por su contribución en el funcionamiento de los ecosistemas (Aguiar & Sala 1999; Gutiérrez & Squeo 2004). Las interacciones suelo-planta pueden jugar un papel relevante en la estabilidad de la cobertura de arbustos leñosos (Shachak *et al.* 1998; Gutiérrez & Squeo 2004). Los arbustos y la hojarasca depositada bajo ellos permiten que la precipitación sea absorbida por las capas superiores del suelo y quede disponible para la absorción por las plantas. Cuando se pierde la cobertura arbustiva (por tala, quema o pastoreo) disminuye la infiltración de agua y aumenta la escorrentía. El suelo desnudo promueve la formación de una costra superficial debido al impacto directo de las gotas de lluvia y esta costra física reduce aún más la infiltración de agua (Shachak *et al.* 1998; Gutiérrez & Squeo 2004). Esta reducción de la disponibilidad de agua disminuye las posibilidades de establecimiento y crecimiento de las plántulas (reclutamiento de nuevas plantas) y, por lo tanto, la cobertura vegetal (Holmgren & Scheffer 2001; Gutiérrez & Squeo 2004). Además, es interesante destacar la capacidad que posee el matorral para establecerse aún bajo condiciones extremas. Por eso su papel en ambientes con estrés hídrico es especialmente relevante, por ser frecuentemente las únicas leñosas que existen. En estos ambientes el reclutamiento de plantas no ocurre en los espacios abiertos, sino bajo la sombra de árboles o arbustos nodriza (Del Pozo *et al.* 1989; Gutiérrez & Squeo 2004).

Por tanto, este campo de investigación puede ofrecer grandes posibilidades para la conservación del territorio, de manera que mediante el uso de matorrales facilitadores en condiciones duras se podría facilitar el establecimiento de otras especies, tanto herbáceas como

leñosas, lo que podría resultar de gran ayuda a la hora de realizar restauraciones paisajísticas de bajo coste y mantenimiento mínimo, entre cuyos objetivos no sólo se incluiría la sujeción del suelo y la reducción de la erosión, sino también la conservación de la biodiversidad (Choler *et al.* 2001). Por lo tanto, se podría optimizar la restauración de los ambientes degradados utilizando técnicas basadas en el propio funcionamiento de los ecosistemas, como la incorporación de los procesos de facilitación entre las labores de restauración, lo que permitiría acelerar el proceso natural de sucesión ecológica y reducir algunos impactos ambientales y visuales asociados a técnicas tradicionales empleadas en estos lugares y, en definitiva, garantizar una gestión forestal con éxito para el establecimiento de ciertas especies (Torroba-Balmori *et al.* 2015).

Estrategias de propagación

Otro aspecto de enorme interés para comprender la dinámica de la vegetación en áreas mineras restauradas y su patrón de distribución espacial es el tipo de estrategia de propagación (germinativa, vegetativa) que utilizan las principales especies leñosas colonizadoras. Es bien sabido que, tras las perturbaciones (ya sea fuego, movimiento de tierras, etc.), algunas especies se regeneran vegetativamente, otras a partir de nuevas plántulas procedentes de semillas almacenadas en el banco del suelo y otras a partir de ambas vías (Fernández Santos *et al.* 1999, 2004; Paula *et al.* 2009). A su vez, la regeneración vegetativa puede ocurrir a partir de diferentes estructuras subterráneas como raíces principales, raíces laterales o ramas enterradas (Lacey 1983; James 1984; Bon & Van Wilgen 1996; Canadell & López Soria 1998; Pausas 1999; Fernández Santos *et al.* 1999, 2004; Paula *et al.* 2009). Las especies que pueden regenerarse tanto por vía germinativa (a partir de semillas) como por vía vegetativa (a partir de rebrotes de diferente procedencia) reciben el nombre de rebrotadoras facultativas.

Además, las especies rebrotadoras facultativas no siempre muestran la misma respuesta ante las perturbaciones, es decir, la importancia de la vía germinativa y vegetativa depende de numerosos factores (Fernández Santos *et al.* 2004). Así, variaciones en el vigor de los rebrotes se han atribuido, por ejemplo, a diferencias en la edad de las plantas antes de la perturbación (Mallik & Gimingham 1983, 1985; Rundel *et al.*, 1987; Malanson & Trabaud 1989, Fernández Santos *et al.* 2004), a la intensidad de la perturbación (Malanson & O'Leary 1985; Moreno & Oechel, 1991, 1993; Bond & van Wilgen 1996), o a la disponibilidad de recursos (Bellingham & Sparrow 2000; Cruz & Moreno 2001; Cruz *et al.* 2002). En muchos casos, sin embargo, todavía no se comprenden las circunstancias en las que una estrategia de propagación se ve favorecida frente a otra.

En el área de estudio las dos principales especies leñosas que colonizan activamente las minas de carbón restauradas son *Cytisus scoparius* y *Genista florida* (Alday *et al.* 2014; Torroba-Balmori *et al.* 2015) que, a su vez, favorecen el establecimiento de *Quercus petraea* bajo su cubierta (Milder *et al.* en revisión). En la literatura se encuentran referencias a la potencialidad de regeneración tras el fuego, tanto por vía germinativa como vegetativa, de algunas especies del género *Cytisus*, tales como *Cytisus multiflorus* (Fernández Santos *et al.* 1999; Paula *et al.* 2009), *Cytisus oromediterraneus* (Fernández Santos *et al.* 2004; Paula *et al.* 2009) o *Cytisus scoparius* (Tárrega *et al.* 1992; Fernández Santos *et al.* 2004; Paula *et al.* 2009). Sin embargo, en el caso de *Cytisus scoparius* todavía no se ha valorado cuantitativamente la importancia de cada vía regenerativa en las posibilidades de la expansión de la especie; la información responde únicamente a observaciones de campo. Autores como Peterson & Prasad (1998) consideran a *Cytisus scoparius* como una especie germinadora, mientras que Bossard & Rejmanek (1994) hace referencia a su capacidad para rebrotar y al efecto negativo del corte al final de la estación seca en la tasa de rebrote, así como al incremento de la germinación cuando el suelo es perturbado. También en el caso de *Genista florida* (Luis Calabuig *et al.* 2001) y de *Quercus petraea* (Moro 1988) se ha comentado su potencialidad como especies rebrotadoras, pero tampoco se han llevado a cabo estudios que cuantifiquen la importancia de dicha vía regenerativa.

Teniendo en cuenta que la reproducción vegetativa se considera como el modo más exitoso de colonizar minas de carbón restauradas en diferentes partes del mundo (Bauer 1973; Hardt & Forman 1989), sería muy interesante valorar la influencia que el ambiente (bosque/mina), y en particular, el grado de perturbación asociado al mismo, puede tener sobre la contribución de las diferentes vías regenerativas (germinativa, vegetativa) en la expansión de estas tres especies leñosas colonizadoras de minas de carbón en el norte de la provincia de Palencia. Los estudios sobre las distintas vías regenerativas utilizadas por las distintas especies son vitales para poder comprender los mecanismos de expansión implicados y, en definitiva, poder establecer recomendaciones de cara a introducir semillas y/o plántulas en la revegetación de espacios degradados por actividades humanas, entre ellas la minería de carbón a cielo abierto.

Objetivos e hipótesis

La presente Tesis Doctoral tiene como objetivo general estudiar la colonización natural de leñosas en minas de carbón a cielo abierto restauradas en el norte de Palencia, con especial interés en la influencia de la forma del borde del bosque adyacente, de los procesos de facilitación leñosa-leñosa y de las estrategias de propagación de las principales especies.

La hipótesis general de partida es que dichos procesos ecológicos son clave para explicar la dinámica de la colonización natural de leñosas en minas de carbón restauradas y, en particular, la expansión de los bosques de quercíneas desde el borde adyacente.

Los objetivos específicos y sus hipótesis a desarrollar dentro de la Tesis Doctoral se estructuran en los siguientes bloques:

1. Describir el patrón de colonización de las principales especies leñosas colonizadoras y evaluar la variabilidad espacial en los principales parámetros edáficos y microclimáticas, a lo largo del gradiente borde de bosque-mina. Se plantea como hipótesis que la heterogeneidad espacial en los factores abióticos a lo largo del gradiente bosque-mina, junto con la distancia a la fuente de propágulos (bosque adyacente), afectan a los principales procesos de dispersión de semillas y establecimiento de las plantas, y en consecuencia determinan el patrón de colonización de las especies leñosas.
2. Evaluar la influencia de la forma del borde bosque-mina (dos parches de vegetación con fuerte contraste) en la intensidad y distancia de la colonización de especies leñosas. Se plantea como hipótesis que: (1) la forma del borde condiciona el patrón de colonización, siendo la intensidad y distancia de colonización mayores en los bordes cóncavos frente a los convexos; (2) la composición de especies del borde del bosque adyacente no es un buen predictor de la composición e intensidad de colonización en la mina; y (3) la actividad de los herbívoros ramoneadores se concentra en las proximidades del borde bosque-mina y juega un papel clave en los patrones de colonización de leñosas.
3. Evaluar la expansión natural de los bosques de *Q. petraea* en minas de carbón restauradas y caracterizar los micrositios favorables en el área minera para el establecimiento de las plántulas. Se plantea como hipótesis que: (1) el establecimiento de las plántulas de roble albar estará influenciado por los tres ambientes considerados (borde de bosque, mina próxima a bosque y mina más alejada del bosque), siendo menor en los ambientes más estresantes y alejados de la fuente de bellotas (ambientes de mina); (2) la localización de plántulas de *Q. petraea* en los ambientes de mina estará positivamente relacionada con la presencia de matorral (posible efecto nodriza); y (3) el efecto positivo de los matorrales sobre el establecimiento de plántulas de *Q. petraea* será mayor en el ambiente que sufra mayor estrés hídrico, es decir hacia el centro del área minera, de acuerdo con la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness & Callaway (1994).
4. Identificar y cuantificar (en número de individuos y biomasa) las estructuras de regeneración (semilla, rebrote) de las principales leñosas colonizadoras de minas de carbón restauradas (*Quercus petraea*, *Cytisus scoparius* y *Genista florida*), en función del ambiente (bosque o mina).

Se plantea como hipótesis que la estrategia de propagación (vegetativa, germinativa) de las leñosas puede cambiar según el grado de alteración del ambiente (natural o perturbado).

Se espera que el conocimiento alcanzado con esta Tesis Doctoral permita establecer pautas de gestión que favorezcan la expansión de los bosques de quercíneas en minas de carbón restauradas, imitando los procesos ecológicos naturales y acelerando la sucesión vegetal, y con ello un establecimiento más temprano de especies sucesionales tardías.

Estructura de la memoria

Además del presente capítulo introductorio (**capítulo 1**), esta memoria de Tesis Doctoral está constituida por siete capítulos más.

El **capítulo 2** comprende la descripción del área de estudio en el que se ha llevado a cabo el trabajo desarrollado en esta Tesis, e incluye una descripción del clima, la vegetación y los suelos de la zona, así como una descripción pormenorizada de los tres sitios de muestreo restaurados tras la minería de carbón a cielo abierto en la zona conocida como “El Sestil”, al norte del municipio de Guardo (noroeste de la provincia de Palencia), donde se han realizado todos los trabajos de la Tesis.

Los siguientes cuatro capítulos que componen el resto de la Tesis (capítulos 3 a 6) recogen los resultados de los trabajos realizados para el desarrollo de los objetivos propuestos. Estos capítulos se corresponden con artículos científicos publicados o aceptados en revistas internacionales especializadas, así como borradores en fase de preparación para ser enviados. La presentación de estos capítulos se ha realizado manteniendo la estructura de las publicaciones, por lo que algunas secciones (como el área de estudio o metodología) podrán resultar redundantes.

El **capítulo 3** desarrolla el objetivo específico 1. En este trabajo se combina el análisis de una coenocline con los modelos de HOF para describir el patrón de colonización, desde el borde del bosque adyacente, de las principales especies leñosas en minas de carbón del norte de Palencia. Asimismo, se describe la variabilidad espacial en algunos parámetros edáficos y microclimáticas importantes, a lo largo del gradiente bosque-mina y su relación con los patrones de colonización. Para su desarrollo, se realizó en otoño de 2005 un muestreo de 23 transectos de 74 m de longitud, que se extendían 11 m hacia el bosque adyacente y 63 hacia la mina restaurada, con 19 parcelas de 2x2 m separadas entre sí de centro a centro 4m (3 parcelas hacia el bosque y 16 hacia la mina), y tomando nota en cada una del número de individuos de cada especie leñosa presente.

El **capítulo 4** desarrolla el objetivo específico 2. Este apartado se centra en el análisis de la influencia de la forma del borde bosque-mina en la intensidad y distancia de la colonización de especies leñosas, así como del papel que juegan en ello los herbívoros ramoneadores. Para su desarrollo, se realizó en otoño de 2006 un muestreo de 24 transectos, de similares características a los empleados en el capítulo 3, pero ahora clasificando los transectos en cóncavos, convexos y rectos, y tomando nota además de las evidencias de ramoneo y altura de cada individuo.

El **capítulo 5** desarrolla el objetivo específico 3. Este trabajo estudia la regeneración natural de *Q. petraea* en minas de carbón restauradas rodeadas de bosque, y caracteriza los micrositios favorables para el establecimiento de las plántulas en el área minera. Para ello, se realizó en primavera de 2007 un muestreo de 60 parcelas de 2x2m en cada uno de los tres ambientes diferenciados en los estudios previos (Bosque: posiciones 1-3 de los transectos, mina próxima al bosque: posición 4, y mina más alejada: posiciones 5 ó 6), tomando nota del número de robles, altura y diámetro de cada individuo, grado de protección del matorral, especie facilitadora e intensidad de herbivoría.

El **capítulo 6** desarrolla el objetivo específico 4. En este capítulo se identifican y cuantifican (en número de individuos y biomasa) las estructuras de regeneración (semilla, rebrote) de las principales leñosas colonizadoras de minas de carbón restauradas (*Quercus petraea*, *Cytisus scoparius* y *Genista florida*), en función de la distancia al borde del bosque y del ambiente (bosque o mina). Para ello se descalzaron, entre febrero y mayo de 2008, todos los individuos de las tres especies incluidos en tres transectos de 7 inventarios de 2 x 2 m cada uno, cinco de ellos situados en la mina a intervalos de 1, 5, 10, 20 y 40 m y los otros dos dentro del bosque a 1 y 5 m del borde.

A continuación, se presenta un capítulo en el que se realiza una síntesis general de la Tesis Doctoral (**capítulo 7**). Posteriormente, el **capítulo 8** presenta las conclusiones generales obtenidas. Estas conclusiones se presentan junto a recomendaciones para el establecimiento temprano de especies sucesionales tardías como son las quercíneas, en un ambiente Mediterráneo sub-húmedo.

Referencias bibliográficas

- Aguiar, M.R. & Sala, O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution**, 14: 273-277.
- Alday, J.G., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2010. The importance of topography and climate on short-term revegetation of coal wastes in Spain. **Ecological Engineering**, 34 (4): 579-585.
- Alday, J.G., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2011a. Vegetation succession on reclaimed coal wastes in Spain: the influence of soil and environment factors. **Applied Vegetation Science**, 14: 84-94.
- Alday, J.G., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2011c. Vegetation convergence during early succession on coal wastes: a six-year permanent plot study. **Journal of Vegetation Science**, 22: 1072-1083.

- Alday, J.G., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Revegetación de zonas mineras: retos y soluciones para una revegetación efectiva, 6 pp. En: García, A. & Travieso J.R. (eds.), **Restauración Ecológica en Minería. De la Teoría a la Práctica**. Ponferrada, León.
- Alday, J.G., Pallavicini, Y., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2011b. Functional groups and dispersal strategies as guides for predicting vegetation dynamics on reclaimed mines. **Plant Ecology**, 212: 1759-1775.
- Alday, J.G., Santana, V.M., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2014. Shrub-induced understory vegetation changes in reclaimed mine sites. **Ecological Engineering**, 73: 691-698.
- Anderson, D.S., Davis, R.B. & Janssens, J.A. 1995. Relationship of bryophytes and lichens to environmental gradients in Maine peatlands. **Vegetatio**, 120: 147-159.
- Andrus, R.E., Wagner, D.J. & Titus, J.E. 1983. Vertical zonation of *Sphagnum* mosses along hummock-hollow gradients. **Canadian Journal of Botany**, 6: 3128-3189.
- Archer, S., Scifres, C., Bassham, C.R. & Magio, R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. **Ecological Monographs**, 58: 111-127.
- Ashby, W.C., Kolar, C.A. & Rogers, N.F. 1980. Results of 30-year-old plantations on surface mines in the Central States, pp: 99-107. En: **Trees for Reclamation**, United States Department of Agriculture General Technical Report NE-61.
- Ashby, W.C., Vogel, W.G. & Rogers, N.F. 1985. **Black locust in the reclamation equation**. United States Forest Service General Technical Report NE-105.
- Bauer, H.J. 1973. Ten years' studies of biocenological succession in the excavated mines in the Cologne district, pp 271-284. En: Hutnik, R.J. & Davis, G. (eds.), **Ecology and reclamation of devastated land**. Gordon and Breach, New York.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1988. **Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades** (1ª ed). Omega, Barcelona.
- Bellingham, P.J. & Sparrow, A.D. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. **Oikos**, 89: 409-416.
- Belsky, A.J., Amundson, R.G., Duxbury, J.M., Riha, S.J., Ali, A.R. & Mwonga, S.M. 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. **Journal of Applied Ecology**, 26: 1005-1024.
- Benayas, J.M. & Camacho Cruz, A. 2004. Performance of *Quercus ilex* saplings in abandoned Mediterranean cropland after long-term interruption of their management. **Forest Ecology and Management**, 194: 223-233.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact on forest fragmentation by forestry and agricultura on the abundante of small mammals in the southern boreal mixedwood forest. **Canadian Journal of Zoology**, 76: 62-69.
- Bertness, M.D. & Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. **Trends in Ecology and Evolution**, 9: 191-193.
- Bochet, E., García-Fayos, P. & Tormo, J. 2007. Road slope revegetation in semiarid Mediterranean environments. Part I: seed dispersal and spontaneous colonization. **Restoration Ecology**, 15: 88-96.
- Bochet, E., Tormo, J. & García-Fayos, P. 2010. Native species for roadslope revegetation: selection validation, and cost effectiveness. **Restoration Ecology**, 18: 656-663.
- Bond, W.J. & van Wilgen, B.W. 1996. **Fire and Plants**. Chapman & Hall, London.
- Boring, L.R. & Swank, W.T. 1984. The role of black locust in forest succession. **Journal of Ecology**, 72: 749-766.
- Bossard, C.C. & Rejmanek, M. 1994. Herbivory, growth, seed production and resprouting of an exotic invasive shrub *Cytisus scoparius*. **Biological Conservation**, 67: 193-200.
- Boyes, L.J., Gunton, R.M., Griffiths, M.E., Lawes, M.J., 2011. Causes of arrested succession in coastal dune forest. **Plant Ecology**, 212: 21-32.
- Bradshaw, A.D. & Chadwick, M.J. 1980. **The restoration of land**. Blackwell. London, UK.

- Bradshaw, A.D. 1983. The reconstruction of ecosystems. **Journal of Applied Ecology**, 20: 1-17.
- Bradshaw, A.D. 1996. Underlying principles of restoration. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science**, 53(Suppl. 1): 3-9.
- Bradshaw, A.D. 1997. Restoration of mined lands using natural processes. **Ecological Engineering**, 8: 255-269.
- Bragazza, L. 1997. *Sphagnum* niche diversification in two oligotrophic mires in the southern Alps of Italy. **Bryologist**, 100: 507-515.
- Bramble, W.C. & Ashley, R.H. 1955. Natural Revegetation of Spoil Banks in Central Pennsylvania. **Ecology**, 36: 417-423.
- Brenner, F.J. & Nelly, J. 1981. Characteristics of bird communities on surface mines in Pennsylvania. **Environmental Management**, 5: 441-449.
- Brenner, F.J. 1978. Food and Cover Evaluation of Strip Mine Plants as Related to Wildlife Management, pp: 294-305. En: Samuel, D. E. (ed.), **Surface mining and fish/wildlife needs in the eastern United States**. United States Fish and Wildlife Service. Morgantown, West Virginia. USA.
- Brooker, R.W. & Callaghan, T.V. 1998. The balance between positive and negative plant interaction and its relationship to environmental gradients: a model. **Oikos**, 81: 196-207.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörge, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, Ll., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olafsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C., Saccone, P., Schifffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of Ecology**, 96: 18-34.
- Burrows, F.J. 1984. Trees and forest restoration, pp: 269–288. En: **Control of Crop Productivity**. Academic Press, Sydney, Australia.
- Callaway, R.M. 1992. Effect of shrub on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. **Ecology**, 73: 2118-2128.
- Callaway, R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic – continuum concept. **Oecologia**, 112: 143-149.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidzes, Z., Lortie, C., Michalet, R., Paolini L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, ET., Armas, C., Kikodzes, D. & Cook, B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, 417: 844-848.
- Canadell, J. & López Soria, L. 1998. Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. **Functional Ecology**, 12: 31-38.
- Carlo, T.A., García, D., Martínez, D. & Morales, J.M. 2013. Where do seeds go when they go far? Integrating distance and directionality of avian seed dispersal in heterogeneous landscapes. **Ecology**, 94: 301-307.
- Castro, J., Zamora, R. & Hódar, J.A. 2006. Restoring *Quercus pyrenaica* forests using pioneer shrubs as nurse plants. **Applied Vegetation Science**, 9: 137-142.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M. 2001. The use of shrub as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. **Restoration Ecology**, 10: 297-305.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. **Restoration Ecology**, 10(2): 297-305.
- Chen, J., Franklin, J.F. & Spies, T.A. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. **Ecological Applications**, 2: 387-396.
- Chen, J., Franklin, J.F. & Spies, T.A. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-Fir Forest. **Ecological Applications**, 5: 74-86.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, M.R. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. **Ecology**, 82(12): 3295-3308.
- Chytrý, M., Tichý, L. & Rolecek, J. 2003. Local and regional patterns of species richness in central European vegetation types along pH/Calcium gradient. **Folia Geobotanica**, 38: 429-442.

- Cifuentes Vega, P. 1997. Análisis de la restauración ambiental, pp. 59-67. En: Peinado-Lorca, M. & Sobrini, I.M. (eds.), **Avances en evaluación de impacto ambiental y ecoauditoría**. Serie Medio Ambiente. Trotta, Alcalá de Henares.
- Comín, F. 2002. Restauración ecológica: teoría versus práctica. **Ecosistemas**, 1: 11-13.
- Comín, F.A. (ed.) 2010. **Ecological Restoration: A Global Challenge**. Cambridge University Press, New York.
- Cooke, J.A. & Johnson, M.S. 2002. Ecological restoration of land with particular reference to the mining of metals and industrial minerals: a review of theory and practice. **Environmental Reviews**, 10: 41-71.
- Cornwell, W.K. & Grubb, P.J. 2003. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. **Oikos**, 100: 417-428.
- Coulson, C., Spooner, P.G., Lunt, I.D. & Watson, S.J. 2014. From the matrix to roadsides and beyond: the role of isolated paddock trees as dispersal points for invasion. **Diversity and distributions**, 20: 137-148.
- Cruz, A. & Moreno, J.M. 2001. Lignotuber size of *Erica australis* and its relationship with soil resources. **Journal of Vegetation Science**, 12: 373-384.
- Cruz, A., Pérez, B., Quintana, J.R. & Moreno, J.M. 2002. Resprouting in the Mediterranean-type shrub *Erica australis* affected by soil resource availability. **Journal of Vegetation Science**, 13: 641-650.
- Dalmagro, H., Lobo, F., Vourlitis, G., Dalmolin, A., Antunez, M., Ortiz, C. & Nogueira, J. 2014. The physiological light response of two tree species across a hydrologic gradient in Brazilian savanna (Cerrado). **Photosynthetica**, 52: 22-35.
- Davison, J. 1988. Plant beneficial bacteria. **Biotechnology**, 6: 282-286.
- Dawson, T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implication for water balance, performance and plant-plant interactions. **Oecologia**, 95: 565-574.
- Debussche, M.J., Escarré, J. & Lepart, J. 1982. Ornithochory and plant succession in Mediterranean abandoned orchards. **Vegetatio**, 48: 255-266.
- de la Riva, E.G., Casado, M.A., Jiménez, M.D., Mola, I., Costa-Tenorio, M. & Balaguer, L. 2011. Rates of local colonization and extinction reveal different plant community assembly mechanisms on road verges in central Spain. **Journal of Vegetation Science**, 22: 292-302.
- Del Moral, R., Sandler, J.E. & Muerdter, C.P. 2009. Spatial factors affecting primary succession on the Muddy River Lahar, Mount St Helens, Washington. **Plant Ecology**, 202: 177-190.
- Del Pozo, A.H., Fuentes, E.R., Hajek, E.R. & Molina, J.D. 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. **Revista Chilena de Historia Natural**, 62: 85-94.
- Den Ouden, J., Jansen, P.A. & Smit, R. 2005. Jays, mice and oaks: predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in north-western Europe, pp 223-239. En: Forget, P.M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. & Vander Wall, S.B. (eds.), **Seed fate: predation, dispersal, and seedling establishment**. CABI Publishing, Wallingford.
- do Amaral Franco J (1990) *Quercus* L., pp 15-36. En: Castro, S. *et al.* (eds), **Flora ibérica**, 2. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P. & Guisan, A. 2013. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. **Journal of Vegetation Science**, 24: 593-606.
- Echavarría, M.C. 2008. **Efectos de *Cytisus multiflorus* (L'Hér.) Sweet sobre las comunidades herbáceas, ante diferentes niveles de estrés hídrico en la penillanura salmantina**. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- Emerman, S.H. & Dawson T.E. 1996. Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere: an example from sugar maple, *Acer saccharum*. **Oecologia**, 108: 273-278.
- Euskirchen, E.S., Chen, J. & Bi, R. 2001. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. **Forest Ecology and Management**, 148: 93-108.

- Evans, T.F. 1980. Reforestation of surface mines on lands of VICC land Company, pp: 41–43. En: **Trees for Reclamation**, United States Department of Agriculture General Technical Report NE–61.
- Fernández Santos, B., Gómez-Gutiérrez, J.M. & Moreno-Marcos, G. 1999. Effects of disturbance caused by traditional Spanish rural land use on the regeneration of *Cytisus multiflorus*. **Applied Vegetation Science**, 2: 239-250.
- Fernández Santos, B., Martínez-Ruiz, C., García, J.A. & Puerto, A. 2004. Postfire regeneration in *Cytisus oromediterraneus*: sources of variation and morphology of the below-ground parts. **Acta Oecologica**, 26: 149-156.
- Fischer, H., Mícler, B. & Ewald, J. 2014. Environmental, spatial and structural components in the composition of mountain forest in the Bavarian Alps. **Folia Geobotanica**, 49: 361-384.
- Forman, R.T.T & Godron, M 1986. **Landscape Ecology**. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Forman, R.T.T. & Moore, P.N. 1992. Theoretical foundations for understanding boundaries. En: Hansen, A.J. & di Castri, F. (eds.), **Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows**. Springer–Verlag, Nueva York.
- Forman, R.T.T. 1987. Emerging directions in landscape ecology and applications in natural resource management, pp: 59-88. En: **Proceedings of the Conference on Science in the National Parks, Vol. 1**. United States National Park Service and George Wright Society, Fort Collins, Colorado, USA.
- Forman, R.T.T. 1995. **Land mosaics: the ecology of landscape and regions**. Cambridge, U.K.
- García Moya, E. & McKell, C.M. 1970. Contribution of shrub to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. **Ecology**, 51: 81-88.
- Georgiadis, N.J. 1989. Microhabitat variation in an African savanna: effect of woody cover and herbivores in Kenya. **Journal of Tropical Ecology**, 5: 93-108.
- Gómez Milder, A.I. 2006. **Influencia de la forma del borde del bosque sobre la colonización de leñosas en áreas mineras restauradas (noroeste de la provincia de Palencia)**. Tesina de Licenciatura. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Gómez, J.M., García, D. & Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. **Forest Ecology and Management**, 180:125-134.
- Gómez, J.M., García, D. & Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. **Forest Ecology and Management**, 180: 125-134.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C. & Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of HolmOaks. **Oecologia**, 155: 529-537.
- González-Alday, J. 2005. **Cambios en la diversidad vegetal de taludes mineros, el primer año tras su hidrosiembra**. Trabajo de Investigación Tutelado de Doctorado. Universidad de Valladolid.
- González-Alday, J., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2009. Soil seedbank formation during early revegetation after hydroseeding in reclaimed coal wastes. **Ecological Engineering**, 35: 1062-1069.
- González-Alday, J., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2008. The influence of aspect on the early growth dynamics of hydroseeded species in coal reclamation áreas. **Applied Vegetation Science**, 11(3): 405-412.
- Greenlee, J. & Callaway, R.M. 1996. Effects of abiotic stress on the relative importance of interference and facilitation. **American Naturalist**, 148: 386-396.
- Gutiérrez, J.M. & Squeo, F.A. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. **Ecosistemas** 2004/1. U.R.L.:www.aeet.org/ecosistemas/041/investigacion2.htm.
- Hardt, R.A. & Forman, R.T.T. 1989. Boundary Form Effects on Woody Colonization of Reclaimed Surface Mines. **Ecology**, 70: 1252-1260.
- Harman, D.M., Van Tyne, M.A. & Thompson, W.A. 1985. Comparison of locust borer *Megacyllene robiniae* Forster (Coleoptera: Cerambycidae) attacks on coal strip-mined lands and lands not mined. **Annals of the Entomological Society of America**, 78: 50-53.

- Haworth, K. & McPherson, G.R. 1995. Effects of *Quercus emoryi* on precipitation distribution and microclimate in a semi-arid savanna. **Journal of Arid Environments**, 31: 153-170.
- Herath, D.N., Lamont, B.B., Enright, N.J. & Miller, B.P. 2009. Comparison of post-mine rehabilitated and natural shrubland communities in southwestern Australia. **Restoration Ecology**, 17: 577-585.
- Herrera, J.M. & García, D., 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad. **Biological Conservation**, 142: 149-158.
- Hobbs, R.J., Walker, L.R. & Walker J. 2007. Integrating restoration and succession, pp. 168-179. In: Walker, R.L.; Walker, J. & Hobbs, R.J. (eds.), **Linking Restoration and Ecological Succession**. Springer, New York, US.
- Hodačová, D. & Prach, K. 2003. Spoil heaps from brown coal mining: technical reclamation vs. spontaneous revegetation. **Restoration Ecology**, 11: 385-391.
- Holl, K.D. 2002. Long-term vegetation recovery on reclaimed coal surface mines in the eastern USA. **Journal of Applied Ecology**, 39: 960-970.
- Holmgren, M. & Scheffer, M. 2001. "El niño" as window of opportunity from the restoration of degraded arid ecosystems. **Ecosystems**, 4: 151-159.
- Jackson, J. & Ash, J. 1998. Tree-grass relationships in open eucalypt woodlands of north-eastern Australia: influence of trees on pasture productivity, forage quality and species distribution. **Agroforestry Systems**, 40: 159-176.
- James, S. 1984. Lignotubers and burls—their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. **Botanical Review**, 50: 225–266.
- Jansen, F. & Oksanen, J. 2013. How to model species responses along ecological gradients – Huisman–Olf–Fresco models revisited. **Journal of Vegetation Science**, 24: 1108-1117.
- Johnson, N.C. & Weding, D.A. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. **Ecological Applications**, 7: 171-182.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T. & Arroyo, J. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. **Ecosistemas**, 1: 1-10.
- Jose, S., Andrew, R.G., George, S.J. & Kumar, B.M. 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. **Forest Ecology Management**, 87: 51-62.
- Kapos, V., Wandelli, E., Camargo, J.L. & Ganade, G. 1997. Edge-to-interior changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia, pp. 33–43. En: Laurence, W.F. & Bierregaard, R.O.J. (eds.), **Tropical forest remnants ecology, management, and conservation of fragmented communities**. The University Chicago Press, Chicago, EE.UU.
- Kimmell, R. O. & Samuel, D.E. 1978. Ruffed Grouse Use of a Twenty Year Old Surface Mine, pp: 345–351. En: Samuel, D.E. (eds.), **Surface Mining and Fish/Wildlife Service**. United States Fish and Wildlife Service. Morgantown, West Virginia, USA.
- Kirmer, A., Tischew, S., Ozinga, W.A., Lampe, M., Baasch, A. & van Groenendael, J.M. 2008. Importance of regional species pools and functional traits in colonisation processes: predicting re-colonisation after large-scale destruction of ecosystems. **Journal of Applied Ecology**, 45: 1523-1530.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F. & Veblen, T.T. 2000. Effects of dynamic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. **Ecology**, 81: 1914-1924.
- Ko, L.J. & Reich, P.B. 1993. Oak tree effects on soil and herbaceous vegetation in savannas and pastures in Wisconsin. **The American Midland Naturalist**, 130: 31-42.
- Kollmann, J. & Schill, H.P. 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. **Vegetatio**, 125: 193-205.
- Lacey, C.J. 1983. Development of large plate-like lignotubers in *Eucalyptus botryoides* Sm. in relation to environmental factors. **Australian Journal of Botany**, 31: 105-118.
- Larson, M.M. 1984. **Invasion of volunteer tree species on strip-mine plantations in east-central Ohio**. Ohio Agricultural Research and Development Center. Wooster, Ohio. USA. Research Bulletin 1158.

- López Barrera, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. **Ecosistemas**, 1: 55-68. (URL:www.aeet.org/ecosistemas/041/revision1.htm).
- López Barrera, F., Newton, A. & Manson, R. 2005. Edge effects in a tropical montans forest mosaic: experimental tests of post-dispersal acorn removal. **Ecological Restoration**, 20: 31-40.
- López de Casanave, J., Pelotto, J.P. & Protomastro, J. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. **Forest Ecology and Management**, 72: 61-69.
- López-Barrera, F., Manson, R.H., González-Espinosa, M. & Newton, A. 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. **Landscape Ecology**, 22:189-203.
- López-Marcos, D. 2012. **Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España**. Trabajo Fin de Master. Universidad de Valladolid.
- López-Marcos, D., Turrión, M.B. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España, pp. 215-224. En: Martínez Ruiz, C., Lario Ieza, F.J. & Fernández-Santos, B. (eds.), **Avances en la restauración de sistemas forestales. Técnicas de implantación**. AEET-SECF, MADRID
- Lucas, O. 1990. **The Design of Forest Landscapes**. Oxford University Press, New York.
- Luis Calabuig, E., Tárrega, R., Calvo Galván, L., Valbuena Relea, L. & Marcos Porras, E. 2001. Fuego y paisaje en áreas de dominio del roble rebollo. **Ecosistemas**, 1. (URL:www.aeet.org/ecosistemas/011/investigacion.htm).
- Luken, J.O. 1990. **Directing Ecological Succession**. Chapman & Hall, London.
- Madrigal-González, J., García-Rodríguez, J.A. & Zavala, M.A. 2014. Shrub encroachment shifts the bioclimatic limit between marcescent and sclerophyllous oaks along an elevation gradient in west-central Spain. **Journal of Vegetation Science**, 25(2): 514-524.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., Bladé, C., Bellot, J. & Vallejo, V.R. 2003. Bases ecológicas para la restauración de los espartales semiáridos degradados. **Ecosistemas**, 1: 56-65. (URL: www.aeet.org/ecosistemas/031/investigacion5.htm).
- Malanson, G.P. & O'Leary, J.F. 1985. Effects of the fire and habitat on post-fire regeneration in Mediterranean - type ecosystems: *Ceanothus spinosus* chaparral and Californian coastal sage scrub. **Acta Oecologica Plantarum**, 6: 169-181.
- Malanson, G.P. & Trabaud, L. 1989. Vigour of post-fire resprouting by *Quercus coccifera* L. **Journal of Ecology**, 76: 351-365.
- Mallik, A.U. & Gimingham, C.H. 1983. Regeneration of heathland plants following burning. **Vegetatio**, 53: 45-58.
- Mallik, A.U. & Gimingham, C.H. 1985. Ecological effect of heather burning. II Effects on seed germination and vegetative regeneration. **Journal of Ecology**, 73: 633-644.
- Martínez Ruiz, C. & Marrs, R.H. 2007. Some factors affecting successional change on uranium mine wastes: insights for ecological restoration. **Applied Vegetation Science**, 10: 333-342.
- Martínez-Ruiz, C. & Fernández-Santos, B. 2001. Papel de la hidrosiembra en la revegetación de escombreras mineras. **Informes de la Construcción** 53(476): 27-37.
- Martínez-Ruiz, C., Fernández-Santos, B. & Gómez-Gutiérrez, J.M. 1996. Evaluación de impacto ambiental aplicada a las obras de infraestructura vial y minería a cielo abierto, en la Unión Europea, España y La Rioja. **Zubía**, 8: 205-226.
- Martínez-Ruiz, C., Fernández-Santos, B. & Gómez-Gutiérrez, J.M. 2001. Effects of substrate coarseness and exposure on plant succession in uranium-mining wastes. **Plant Ecology**, 155: 79-89.
- Martínez-Ruiz, C., Fernández-Santos, B., Fernández-Gómez, M.J. & Putwain P.D. 2007. Natural and man-induced revegetation on mining wastes: changes in the floristic composition at early succession. **Ecological Engineering**, 30(3): 286-294.

- Martín-Ovelleiro, M.A. 2001. Aportaciones de estudios sobre fronteras ecológicas a la ciencia de la restauración. **Montes**, 66: 45-50.
- Martín-Sanz, R.C., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Early dynamics of natural revegetation on roadcuts of the Salamanca province (CW Spain). **Ecological Engineering**, 75: 223-231.
- Matlack, G.R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge trends in space and successional time. **Journal of Ecology**, 82: 113-123.
- McCaffer, K.R. & Creed, W.A. 1969. **Significance of forest openings to deer in northern Wisconsin**. Department of Natural Resources (Madison, Wisconsin, USA) Technical Bulletin 44.
- McDonnell, M.J. & Stiles, E.W. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. **Oecologia**, 56: 109-116.
- Méndez, M., García, D., Maestre, F.T. & Escudero, A. 2008. More ecology is needed to restore mediterranean ecosystems: a reply to Valladares and Gianoli. **Restoration Ecology**, 16 (2): 210-216.
- Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2008. Influencia de la forma del borde del bosque en la colonización de leñosas: Aplicaciones en restauración de escombreras mineras. **Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales**, 28: 259-264.
- Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Colonization patterns of woody species on lands mined for coal in Spain: preliminary insight for forest expansion. **Land Degradation and Development**, 24:39-46.
- Moreno de las Heras, M., Nicolau, J.M. & Espigares, T. 2008. Vegetation succession in reclaimed coal-mining slopes in a Mediterranean-dry environment. **Ecological Engineering**, 34, 68-78.
- Moreno, J.M. & Oechel, W.C. 1991. Fire intensity and herbivory effects on postfire resprouting of *Adenostoma fasciculatum* in southern California chaparral. **Oecologia**, 85: 429-433.
- Moreno, J.M. & Oechel, W.C. 1993. Demography of *Adenostoma fasciculatum* after fires of different intensities in southern California chaparral. **Oecologia**, 96: 95-101.
- Moro, M.J., Pugnaire, F.I. & Puigdefábregas, J. 1997b. Mechanism of interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey layer in a semiarid environment. **Ecography**, 20: 175-184.
- Moro, M.J., Pugnaire, F.I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1997a. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. **Functional Ecology**, 11: 425-431.
- Moro, R. (1988). **Guía de los árboles de España**. Omega, Barcelona
- Muller, C.H. 1953. The association of desert annuals with shrubs. **American Journal of Botany**, 40: 53-60.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, 10(2): 58-62.
- Nakas, J.P. & Klein, D.A. 1980. Mineralization capacity of bacteria and fungi from the rhizosphere-rizoplane of a semiarid grassland. **Applied and Environmental Microbiology**, 39: 113-117.
- Newmak, W.D. 2001. Tanzanian forest edge microclimate gradients: Dynamic patterns. **Biotropica**, 33: 2-11.
- Niering, W.A.; Whittaker, R.H. & Lowe, C.H. 1963. The saguaro: a population in relation to its environment. **Science**, 142: 15-23.
- Odum, H.T. & Odum, B. 2003. Concepts and methods of ecological engineering. **Ecological Engineering**, 20:339-361.
- Orden de 13 de junio de 1984, sobre normas para la elaboración de los planes de explotación y restauración del espacio afectado por las explotaciones de carbón a cielo abierto y el aprovechamiento racional de estos recursos energéticos. **B.O.E.** nº 143 de 15 de junio de 1984.
- Oria de Rueda, J.A. 2003. **Guía de árboles y arbustos de Castilla y León** (2ª ed.). Cálamo, Palencia.
- Parmenter, R.R., MacMahon, J.A., Waaland, M.E., Steube, M.M., Landres, P. & Crisafulli, C.M. 1985. Reclamation of surface coal mines in western Wyoming for wildlife habitat. **Reclamation and Revegetation Research**, 4: 93-115.

- Paula, S., Arianoutsou, M., Kazanis, D., Tavsanoğlu, Ç., Lloret, F., Buhk, C., Ojeda, F., Luna, B., Moreno, J.M., Rodrigo, A., Espelta, J.M., Palacio, S., Fernández-Santos, B., Fernandes P.M. & Pausas J.G. 2009. Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. **Ecology**, 90: 1420. <http://dx.doi.org/10.1890/08-1309.1> [Ecological Archives E090-094]
- Pausas, J.G. 1999. Mediterranean vegetation dynamics: modelling problems and functional types. **Plant Ecology**, 140: 27-39.
- Peterson, D.J. & Prasard, R. 1998. The biology of Canadian weeds. 109. *Cytisus scoparius* (L.) Link. **Canadian Journal of Plant Science**, 78:497-504.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M. & Bartha, S. 2001. Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. **Applied Vegetation Science**, 4: 41-52.
- Piha, M.I., Vallack, H.W., Reeler, B.M. & Michael, N. 1995a. A low input approach to vegetation establishment on mine and coal ash wastes in semi-arid regions. I. Tin mine tailing in Zimbabwe. **Journal of Applied Ecology**, 32: 372-381.
- Piha, M.I.; Vallack, H.W.; Reeler, B.M. & Michael, N. 1995b. A low input approach to vegetation establishment on mine and coal ash wastes in semi-arid regions. II. Tin mine tailing in Zimbabwe. **Journal of Applied Ecology**, 32: 382-390.
- Piotto, B. & Di Noi, A. (eds.) 2001. **Propagation of Mediterranean trees and shrubs from seeds**. Chapter 12 of the ANPA Handbook. APAT (Agency for the protection of the environment and for technical services), Roma.
- Prach, K. & Hobbs, R.J. 2008. Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. **Restoration Ecology**, 16: 363-366.
- Prach, K. & Pyšek, P. 1994. Spontaneous establishment of woody plants in central European derelict sites and their potential for reclamation. **Restoration Ecology**, 2: 190-197.
- Prach, K. & Pyšek, P. 2001. Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: experience from central Europe. **Ecological Engineering**, 17: 55-62.
- Prach, K., Řehouňková, K., Lencová, K., Jírová, A., Konvalinková, P., Mudrák, O., Študent, V., Vaněček, Z., Tichý, L., Petřík, P., Šmilauer, P. & Pyšek, P. 2014. Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europe: the direction of succession and species richness across 19 seres. **Applied Vegetation Science**, 17: 193-200.
- Prach, K. & Walker, L.R. 2011. Four opportunities for studies of ecological sucesión. **Trends in Ecology and Evolution**, 26(3): 119-123.
- Pugnaire, F., Haase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S.C. & Incoll, L.D. 1996a. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. **Oikos**, 76: 455-464.
- Pugnaire, F.I. & Lázaro, R. 2000. Seed bank and understorey species competition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. **Annals of Botany**, 86: 807-813.
- Pugnaire, F.I. 2001. Balance de las interacciones entre plantas en ambientes mediterráneos, pp. 213-236 (Capítulo 8). En: Zamora, R. & Pugnaire, F.I. (eds.), **Ecosistemas mediterráneos: análisis funcional**. CSIC-AEET, Granada.
- Pugnaire, F.I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1996b. Facilitation between higher plant species in semiarid environment. **Ecology**, 77: 1420-1426.
- Rhoades, C.C. 1997. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. **Agroforestry Systems**, 35: 71-94.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Pardos, J.A., Gil, L., Reich, P.B. & Aranda, I. 2008. Light response in seedlings of a temperate (*Quercus petraea*) and a sub-Mediterranean species (*Quercus pyrenaica*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. **Plant Ecology**, 195: 273-285.

- Romme, W. H. & Knight, D. H. 1982. Landscape Diversity: the Concept Applied to Yellowstone Park. **BioScience**, 32: 664-670.
- Rousset, O. & Lepart, J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). **Journal of Ecology**, 88: 401-412.
- Rundel, P.W., Baker, G.A., Parsons, D.J. & Stohlgren, T.J. 1987. Post-fire demography of resprouting and seeding establishment by *Adenostoma fasciculatum* in the California chaparral, pp. 575-596. En: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. & Oechel, W.C. (eds.), **Plant Response to Stress-Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems**. NATO Advanced Science Institute Series. Springer, New York.
- Ryser, P. 1993. Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. **Journal of Vegetation Science**, 4: 195-202.
- Saunders, S.C., Chen, J., Drummer T.D. & Crow, T.R. 1999. Modelling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. **Forest Ecology and Management**, 117: 17-31.
- Shachak, M., Sachs, M. & Moshe, I. 1998. Ecosystem management of desertified shrublands in Israel. **Ecosystems**, 1: 475-483.
- Shippers, B., Bakker, A.W. & Baker, A.H.M. 1987. Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere microorganisms and the effect of cropping practices. **Annual Review of Phytopathology**, 25: 339-358.
- Siefert, A., Ravenscroft, C., Althoff, D., Alvarez-Yepiz, J.C., Carter, B.E., Glennon, K.L., Heberling, J.M., Jo, I.S., Pontes A., (...) & Fridley J.D. 2012. Scale dependence of vegetation-environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. **Journal of Vegetation Science**, 23: 942-951.
- Stamps, J.A., Buechner, M. & Krishnan, V.V. 1987. The effect of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. **American Naturalist**, 129: 533-552.
- Steenbergh, W.F. & Lowe, C.H. 1969. Critical factors the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument. **Ecology**, 50:825-834.
- Tárrega, R., Calvo, L. & Trabaud, L. 1992. Effects of high temperatures on seed germination of two woody *Leguminosae*. **Vegetatio**, 102: 139-148.
- Tiedemann, A.R. & Klemmedson, J.O. 1977. Effect of mesquite trees on vegetation and soils in the desert grassland. **Journal of Range Management**, 30: 361-367.
- Tischew, S. & Kirmer, A. 2007. Implementation of basic studies in the ecological restoration of surface-mined land. **Restoration Ecology**, 15: 321-325.
- Titlyanova, A.A. & Mironycheva Tokavera, N.P. 1990. Vegetation succession and biological turnover on coal-mining spoils. **Journal of Vegetation Science**, 1: 643-652.
- Torroba-Balmori, P., Zaldívar, P., Alday, J.G., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Recovering *Quercus* species on reclaimed coal wastes using native shrubs as restoration nurse plants. **Ecological Engineering**, 77: 146-153.
- Vandvik, V., Heegaard, E., Maren, I.E. & Aarrestad, P.A. 2005 Managing heterogeneity: the importance of grazing and environmental variation on post-fire succession in heathlands. **Journal of Applied Ecology**, 42: 139-149.
- Walker, L.R., Bellingham, P.J. & Peltzer, D.A. 2006. Plant characteristics are poor predictors of microsite colonization during the first two years of primary succession. **Journal of Vegetation Science**, 17: 397-406.
- Weltzin, J.F. & Coughenour, M.B. 1990. Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in north-western Kenya. **Journal of Vegetation Science**, 1: 325-334.
- Werner, P.A. & Platt, W.J. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago*: Compositae). **American Naturalist**, 110: 959-971.
- Westman, W.E. 1991. Measuring realized niche spaces: Climatic responses of chaparral and coastal sage scrub. **Ecology**, 72: 1678-1684.

- Whisenant, S.G. 1995. Landscape Dynamics and Arid Land Restoration, pp: 26-34. En: Roundy, B.A., McArthur, E.D., Haley, J.S. & Mann, D.K. (comps.), **Proceedings: wildland shrub and arid land restoration symposium**; 1993 October 19-21; Las Vegas, NV. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-315. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station.
- Whisenant, S.G. 1999. **Repairing Damaged Wildlands**. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edge in Panama. **Journal of Ecology**, 78: 356-373.
- Wong, M.H. & Bradshaw, A.D. (eds.) 2002. **The restoration and management of derelict land: modern approaches**. World Scientific, London.
- Zamora, R. 2002. La restauración ecológica: una asignatura pendiente. **Ecosistemas**, 11(1): 19-22.
- Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & García, D. 2001. Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. **Forest Ecology and Management**, 144: 33-42.

Capítulo 2



Capítulo 2. Área de estudio

Descripción del área de estudio

La zona de estudio se localiza en la parte noroccidental de la provincia de Palencia, enclavada en la llamada Montaña Palentina, junto a la villa de Guardo, que es la cabecera de toda esta comarca montañosa (Figura 2.1). Dicha comarca constituye una zona de transición entre las montañas cántabras, con las que limita al norte, y la comarca de los páramos palentinos, con la que limita al sur, y que se encuentra por encima de la Tierra de Campos.

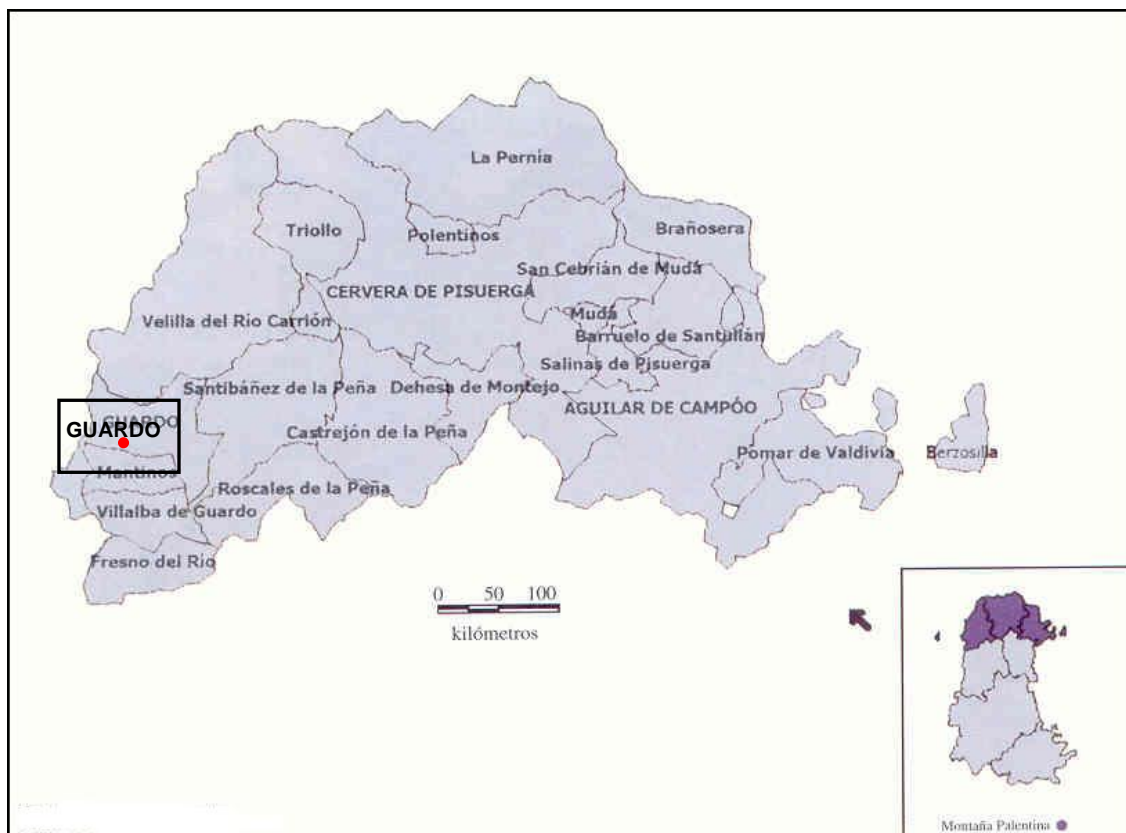


Figura 2.1. Localización de la zona de estudio (●) en el municipio de Guardo, y resto de municipios de la Comarca “Montaña Palentina” (Aguña-Aguerri 2003).

En este territorio se ubica una de las zonas mineras por excelencia, que pertenecen a la gran cuenca carbonífera de la Cornisa Cantábrica (Alcalde-Crespo 2001). Los yacimientos de esta zona minera se agrupan dentro de dos cuencas carboníferas claramente diferenciadas: la de Guardo–Cervera de Pisuerga, donde está ubicada la zona de estudio, y la de La Pernía–Barruelo de Santullán en el extremo nororiental (Junta de Castilla y León 1988).

El clima es Mediterráneo Sub-húmedo (MAPA 1991), con 977 mm de precipitación media anual (período comprendido entre 1933 y 2007), concentrada en primavera y otoño, y una temperatura media anual de 9,3 °C, para el período comprendido entre 1971 y 2007 (datos proporcionados por el Centro Meteorológico Territorial de Castilla y León perteneciente a la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET)). Para ese mismo periodo, la temperatura media mensual de mínimas más baja se presenta en el mes de enero con -2,7 °C y la temperatura media mensual de máximas más alta en el mes de agosto con 26,3 °C. Existe riesgo de heladas seguras desde diciembre hasta marzo. En los meses de abril, mayo, junio, septiembre, octubre y noviembre existe un periodo de heladas probables. En julio y agosto, meses correspondientes al periodo xérico, no existe riesgo de heladas (Figura 2.2).

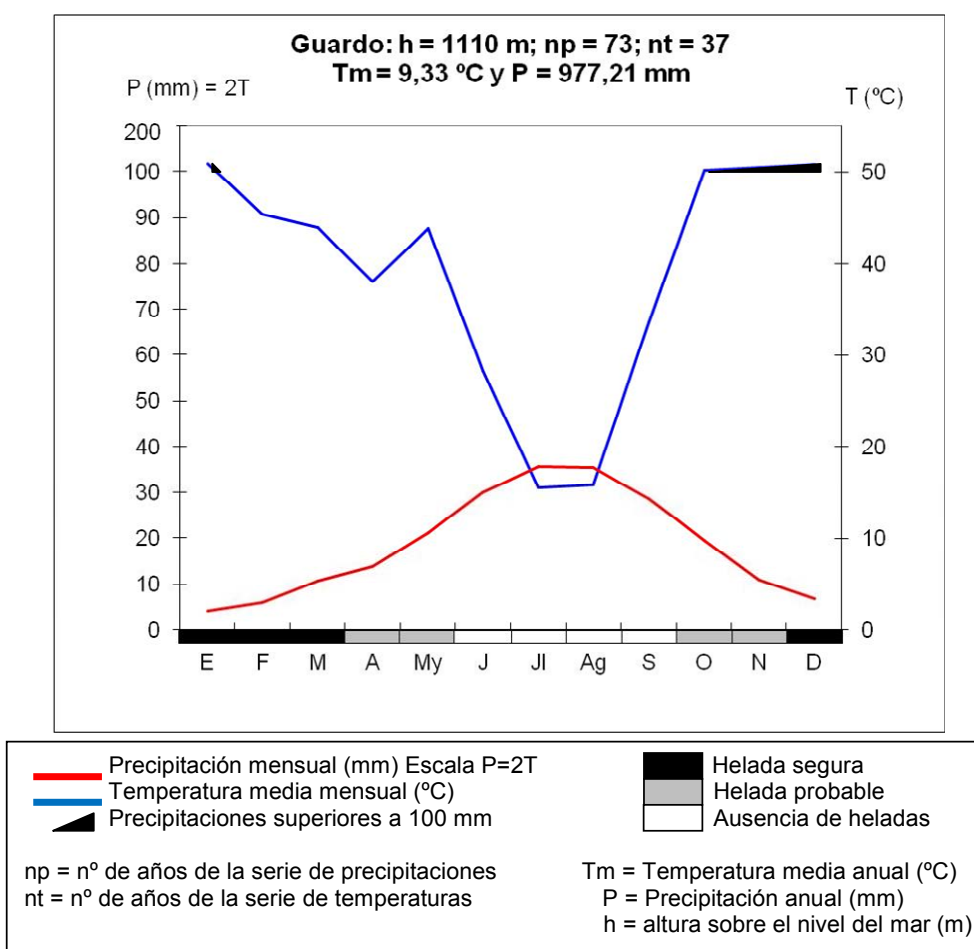


Figura 2.2. Diagrama ombrotérmico de Guardo y banda de heladas (elaboración propia a partir de las series de temperatura y precipitación de los periodos 1971-2007 y 1933-2007, respectivamente).

La serie de vegetación climática correspondiente a zona de estudio es la serie Supra Carpetana occidental leonesa húmeda silicícola de *Quercus pyrenaica* o roble melojo (*Holco mollis-Querceto pyrenaicae sigmetum*) (Rivas-Martínez 1987). De carácter húmedo-hiperhúmedo, está bien

caracterizada en su etapa sucesional por pionales de *Cytisus scoparius*, *Cytisus striatus* y *Genista florida* subsp. *polygaliphylla* (*Genistion floridae*) y, después de estos, por brezales de *Erica australis* subsp. *aragonensis* con *Pterospartium tridentatum* (*Ericenion aragonensis*) (García & Jiménez 2009); como etapas poco evolucionadas de esta sucesión encontramos pastizales vivaces (*Festuco-Brometea*) con *Bromus mollis* y *Festuca rubra*.

Aunque el bosque más representativo en los alrededores es el de roble melojo (*Quercus pyrenaica*), que forma masas más o menos degradadas alternadas con formaciones de matorral y de vegetación herbácea en el espacio no ocupado por el hombre con cultivos y repoblaciones arbóreas (*Pinus sylvestris* y *Pinus nigra*), en la zona de estudio predominan los bosques de melojo y roble albar (*Quercus petraea*) (Oria de Rueda *et al.* 1996). Estos bosques cuentan con un valor ecológico y paisajístico excepcional; de ahí la necesidad de su conservación y aprovechamiento racional (Oria de Rueda *et al.* 1996).

Los suelos más extendidos entorno al área de estudio pertenecen al orden de los Inceptisoles, suborden Haplumbrept (Junta de Castilla y León 1988); son suelos poco evolucionados propios de laderas, desarrollados bajo bosques. (Ministerio de Agricultura 1979). También son frecuentes en esta zona los Entisoles, suborden Fluvent; son suelos poco desarrollados con elevada pedregosidad y afloramientos rocosos, desarrollados bajo formaciones arbustivas (Junta de Castilla y León 1988).

En concreto en las proximidades del área de estudio los suelos naturales del bosque adyacente presentan capa orgánica tipo moder y un buen drenaje, no muestran afloramientos rocosos, ni pedregosidad superficial, ni tampoco muestran indicios de erosión, ni grietas (López-Marcos 2012). La profundidad efectiva es de 40 cm sobre la roca madre que es roca metamórfica ácida, concretamente pizarras de Terciario (IGME 1982). Presentan un régimen de humedad údico y de temperatura méxico; el tipo de suelo es Typic Dystroudept (Soil Survey Staff 2010). Se identifican tres horizontes: 1) un horizonte A (0-10 cm), donde enraíza la vegetación herbácea, de color oscuro por la abundancia de materia orgánica descompuesta, con textura franco-arcillo-limosa, elementos gruesos tipo grava media-planas/angulares, muy alta porosidad, poros esféricos y discontinuos, raíces muy finas frecuentes, presencia de insectos y límite de horizonte plano; 2) un horizonte AC (10-25 cm), transicional entre A y C, con textura franco-arcillo-limosa, elementos gruesos tipo cantos-planos/angulares, alta porosidad, poros esféricos y discontinuos, raíces muy finas frecuentes y límite de horizonte plano; 3) un horizonte C (>25 cm), sobre el que se apoya el suelo, más o menos fragmentado por la alteración mecánica y química. El suelo es de textura fina, pH fuertemente ácido, alto contenido en materia orgánica y muy bajo contenido en fósforo. Se trata de un suelo no salino y sin presencia de carbonatos. Se observa una elevada porosidad. Por otro lado, el nivel de agua en el suelo también es elevado.

Descripción de los sitios de muestreo

Para el desarrollo de esta Tesis Doctoral se eligió un antiguo hueco minero restaurado en 1990, situado en las inmediaciones de la villa de Guardo (noroeste de la provincia de Palencia), en la zona conocida como “El Sestil” (Figura 2.3a), a una altitud de unos 1110 m y comprendido entre los 42° 47' de latitud norte y los 4° 50' de longitud oeste, respecto al Meridiano de Greenwich. La restauración, llevada a cabo por UMINSA (Unión Minera del Norte, S.A.), consistió en el rellenado del hueco con estériles procedentes de otras explotaciones de carbón cercanas hasta alcanzar la topografía original del terreno. Posteriormente se añadió una capa de suelo de unos 30 cm, enmendada con estiércol de ganado vacuno (30 t/ha) y fertilizante N:P:K (8:15:15, 150 kg/ha). Finalmente se hidrosebró, en otoño de 1990, con una mezcla comercial de gramíneas (80% en peso) y leguminosas (20% en peso) herbáceas (210 kg/ha). El primer año de muestreo (otoño de 2005) el hueco minero restaurado había sido colonizado por las herbáceas y leñosas arbustivas asociadas al robledal de *Quercus petraea* que lo rodea por tres flancos.

En dicho hueco minero restaurado se seleccionaron tres sitios de muestreo (Figura 2.3b) cuyas características se describen a continuación:

Sitio I. Tiene unas dimensiones aproximadas de 325 m de largo por 185 m de ancho. La pendiente media de la parte correspondiente al interior del bosque es de unos 30°, mientras que en la mina el terreno se mantiene más o menos llano. Además, la orientación cambia de noroeste a este a lo largo del borde del bosque.

Sitio II. Tiene unas dimensiones aproximadas de 100 m de ancho por 100 m de largo. En este caso, tanto la zona interior de bosque como la zona de mina se encuentran en pendiente. El interior del bosque presenta una pendiente media de 22° con una orientación noreste, mientras que en la mina el terreno tiene algo menos de pendiente, unos 18°, y orientación este.

Sitio III. Tiene unas dimensiones de aproximadamente 100 m de ancho por 370 m de largo. La pendiente media del interior del bosque es aproximadamente de 18° y la orientación varía desde el este hasta el suroeste. En la zona de mina la pendiente media del terreno es de unos 17°, con una orientación también bastante variable que va desde el este hasta el noroeste, pero aproximadamente a 25 m de distancia del borde del bosque la pendiente disminuye de forma brusca haciéndose más o menos llana, mientras que la orientación tiende a ser este.

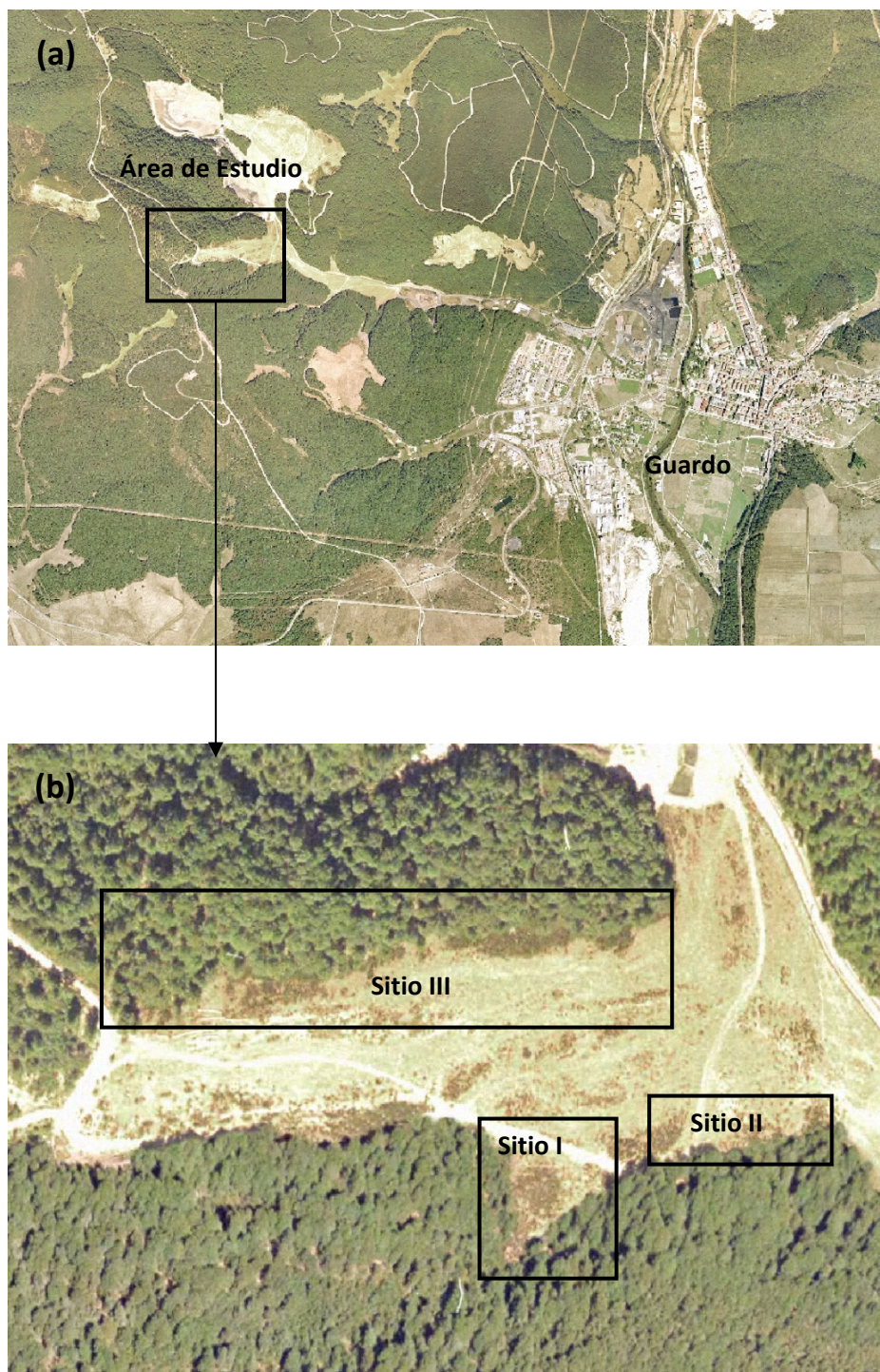


Figura 2.3. (a) Localización del área de estudio en relación al municipio de Guardo (noroeste de Palencia), y (b) de los tres sitios de muestreo seleccionados dentro de la mina de carbón a cielo abierto restaurada en 1990.

Descripción de los suelos mineros

Los estériles de carbón empleados para rellenar el hueco minero presentan una textura franco-arenosa con un porcentaje muy bajo en arcilla que, junto a la alta pedregosidad (59%), indica la falta de cohesión entre las partículas, lo que da lugar a una estructura poco estable (García-Cabrero 2002). Como consecuencia de esta ausencia de estructura edáfica, la capacidad de retención de agua será muy baja (Ayala-Carcedo *et al.* 1988). El componente orgánico de estos estériles procede de los restos de antracita y de los esquistos acompañantes. Por tanto, se trata de materia orgánica de carácter fósil, altamente transformada y constituida por sustancias muy estables y difícilmente biodegradables. No pudiendo ser consideradas como materia orgánica humificada.

Mientras que los suelos de la zona presentan un pH predominantemente ácido, debido al intenso lavado por las precipitaciones, los estériles tienen un pH básico (de 8,25 medido en agua 1:2,5) por su procedencia directa de roca madre calcárea sin alterar por el exceso de lavado. Además, el bajo contenido en azufre de la antracita (0,4%) no genera los problemas de acidez que sufren los escombros mineros por presencia de pirita (FeS_2).

El contenido de fósforo, potasio y calcio, es aproximadamente la mitad del que se encuentra en el suelo natural, mientras que el contenido en manganeso se mantiene aproximadamente igual (García-Cabrero 2002). En el caso del nitrógeno, no existen reservas en los estériles debido a que su origen está fundamentalmente en la atmósfera y los materiales procedentes de excavación no han podido desarrollar una reserva de este nutriente (Díaz-Fernández 2003). El contenido en hierro se mantiene aproximadamente constante, mientras que la concentración de zinc se triplica y el cobre, que no es un nutriente, casi se duplica (Díaz-Fernández 2003). El pH básico favorece las reacciones de precipitación de los cationes metálicos y, en consecuencia, su inmovilización. Por tanto, parece que el riesgo de contaminación del agua por infiltración de metales pesados no es elevado.

Los suelos de las minas de carbón una vez restauradas son poco desarrollados (con un único horizonte A), con fuerte drenaje, erosión laminar, bastante pedregosidad superficial y grietas en algunos puntos (López-Marcos 2012). Con una profundidad efectiva de unos 10 cm, sobre los estériles de carbón. Presentan un régimen de humedad údico y de temperatura méxico; el tipo de suelo es Lithic Ustorthents (Soil Survey Staff 2010). El suelo del horizonte A (0-10 cm) presenta una textura franco-arcillosa, elementos gruesos tipo cantos-Planos/angulares, muy alta porosidad, raíces muy finas frecuentes y límite de horizonte ondulado.

Referencias bibliográficas

- Aguña-Aguerri, M.I. 2003. **Desarrollo turístico en la Montaña Palentina**. Diputación Provincial de Palencia, Palencia.
- Alcalde-Crespo, G. 2001. **Guardo–Cervera**. Cálamo, Palencia.
- Ayala-Carcedo, J., López-Jimena, C., Manglano-Alonso, S. & Toledo-Santos, J.M. 1988. **Programa Nacional de Estudios Geoambientales Aplicados a la Minería**. Instituto Tecnológico y Geominero de España (I.G.M.E.), Madrid.
- Díaz-Fernández, S. 2003. **Proyecto de restauración de una antigua corta minera (minería de carbón) en el término municipal de Guardo (Palencia)**. Proyecto Fin de Carrera, Universidad de Valladolid.
- García-Cabrero, M. 2002. Estudio de colonización de escombreras de minas de carbón por plantas herbáceas y leñosas. Proyecto de fin de carrera, Universidad de Valladolid.
- García, I. & Jiménez, P. 2009. 9230 Robledales de *Quercus pyrenaica* y robledales de *Quercus robur* del Noroeste ibérico, p. 66. En: **Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España**. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid.
- IGME 1982. **Mapa geológico de España (1:50.000)**, 132:16-8.
- Junta de Castilla y León 1986. **Análisis del medio físico de la provincia de Palencia: reconocimiento y diagnóstico**. Dendro, Madrid.
- Junta de Castilla y León 1988. **Análisis del medio físico de Palencia: delimitación de unidades y estructura territorial**. Dendros, Valladolid.
- López-Marcos, D. 2012. **Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España**. Trabajo Fin de Master. Universidad de Valladolid.
- MAPA 1991. **Caracterización agroclimática de la provincia de Palencia**. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.
- Ministerio de Agricultura 1979. **Mapa de cultivos y aprovechamientos: Guardo (Palencia)**. Cartográfica Ibérica S. A. (Cibesa), Madrid.
- Oria de Rueda, J.A. 1996. **Guía de las plantas silvestres de Palencia**. Cálamo, Palencia.
- Rivas-Martínez, S. 1987. **Memoria del mapa de series de vegetación de España**. I. C. O. N. A. Publicaciones del Ministerio de Agricultura. Madrid.
- Soil Survey Staff 2010. **Keys to Soil Taxonomy** (11th ed.). United States Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.

Capítulo 3



Capítulo 3

Patrones de colonización de especies leñosas en zonas afectadas por la minería del carbón en España: hallazgos preliminares para explicar la expansión del bosque

Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente manuscrito:

Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Colonization patterns of woody species on lands mined for coal in Spain: preliminary insights for forest expansion. *Land Degradation and Development*, 24(1): 39-46.

Resumen

En este estudio se combina el análisis de una coenoclina, identificada mediante técnicas de ordenación (DCA = Detrended Correspondence Analysis), con el uso de los modelos de HOF (Huisman-Olf-Fresco) para describir los patrones de colonización de las especies leñosas en minas de carbón restauradas en el norte de España. Se parte de la hipótesis de que las variaciones a pequeña escala en los factores abióticos a lo largo del gradiente bosque-mina, que aparece tras la restauración minera, afectan a los patrones de colonización de las especies leñosas. Para comprobarlo, se analizan los cambios en la composición y abundancia de las principales especies leñosas, que de forma natural colonizan las minas restauradas, en función de la distancia al borde del bosque adyacente, así como la variabilidad espacial de algunos parámetros edáficos y microclimáticas a lo largo del gradiente bosque-mina. Los resultados muestran como la primera coenoclina identificada (DCA1) refleja la existencia de un gradiente en las condiciones ambientales, que a su vez determina diferencias en la composición de especies de las comunidades de plantas leñosas, desde el bosque más denso, húmedo y sombrío sobre suelos ácidos y ricos en nutrientes hasta el pastizal oligotrófico, más abierto y más seco. El patrón de colonización de las especies leñosas se ve afectado por las variaciones a pequeña escala en los factores abióticos, como son el incremento de pH, P, luz y el descenso del contenido en K, N, relación C/N, materia orgánica y humedad del suelo, desde el bosque hacia la mina restaurada. La mayoría de las especies leñosas mostraron un patrón de respuesta monótona decreciente (Modelo II de HOF con tendencia decreciente) a lo largo del gradiente que va desde el bosque hacia la mina, siendo *Quercus petraea* la especie claramente dominante en el bosque. Por el contrario, *Cytisus scoparius* y *Genista florida* colonizan activamente la mina, alcanzando su abundancia máxima alrededor de los 15 y 10 m de distancia al borde del bosque, respectivamente. Se concluye que la composición de especies leñosas en el bosque no es un buen predictor de la intensidad de colonización, ni siquiera de la composición de especies en la mina.

Palabras clave: coenoclina; bordes bosque-mina; bosques caducifolios mediterráneos; minería a cielo abierto; respuesta de las especies; roble albar.

Colonization patterns of woody species on lands mined for coal in Spain: preliminary insights for forest expansion

Abstract

In this study, we combined the analysis of a coenocline with Huisman–Olf–Fresco (HOF) modelling of species behaviour to describe colonization patterns of woody species on reclaimed coal wastes in northern Spain. We hypothesize that fine-scale variation in abiotic factors along the forest-grassland gradient that appears after mining restoration affects colonization pattern of woody species. To understand these factors, we analysed changes in floristic composition and abundance of the main woody colonizers according to the spatial distance from forest limit, as well as the spatial variability of some edaphic and microclimatic parameters. Our results showed how the primary coenocline extracted from DCA1 reflected a gradient in environmental conditions influencing the species composition of the woody plant communities, from the more shade, moist and dense forest on acid and rich soils to the open, dry and oligotrophic grassland. The colonization pattern of woody species is affected by fine-scale variations in abiotic factors, such as the increase in pH, P, light, and the decrease in K, N, C/N, organic matter and soil moisture, from the forest to the restored mine. Most species HOF modelled showed monotone responses with decreasing trends along the environmental gradient from forest to mine, being *Quercus petraea* the species clearly dominant in the forest. On the contrary, *Cytisus scoparius* and *Genista florida* colonize intensely in the mine area, reaching the maximum abundance around 15 and 10 m distance from the forest limit, respectively. We conclude that the composition of woody species in the forest is not a good predictor of the colonizing intensity, not even of the species composition in the mine area.

Key words: coenocline; forest-grassland boundaries; Mediterranean deciduous forests; species responses; surface mining; Spain; oak.

Introduction

In the northern of Palencia (Spain), opencast coal mining plays an important role in the dynamics of landscape fragmentation (Bradshaw & Chadwick 1980; Hardt & Forman 1989; Prach & Pyšek 1994). As a result, a spatial variation in the physical and biological structure of plant communities is produced, since the restored coal mines become scars healing in a forest matrix. Therefore, the structure of the new plant community making up on the reclaimed mine area both temporal and spatially varies (Matlack 1994; Saunders *et al.* 1999; Newmak 2001). The process is strongly affected by interactions between the forest matrix and the initial grassland patch (Bramble & Ashley 1955; López-Barrera 2004; López-Barrera *et al.* 2005), but also by the new environmental gradient that emerged (Williams-Linera 1990; Kapos *et al.* 1997; Oosterhoorn & Kappelle 2000) from the forest to the open mined area.

The forest matrix, as a seed source, partly determines the species composition of woody colonizers (Hardt & Forman 1989; Milder *et al.* 2008) while there is often a lack of seed bank in coal reclamation areas (González-Alday *et al.* 2009). Animals living in forest edges also play an important role as seed dispersers or consumers (Parmenter *et al.* 1985; Gómez *et al.* 2003; López-Barrera *et al.* 2005). In addition, grazing can directly limit recruitment of woody species (Gómez *et al.* 2003; López-Barrera *et al.* 2005), and indirectly by specifically affecting the few seeds dispersed to the high-quality microsites (Callaway 1992; Rousset & Lepart 2000).

Species may respond to fine-scale variations in light (Chen *et al.* 1995), pH (Anderson *et al.* 1995), soil temperature and moisture (Chen *et al.* 1995) or nutrients (Johnson & Wedin 1997) along the forest-mine environmental gradient, while climatic factors may be important on broader scales (Westman 1991). Therefore, species performance along the forest-mine changing environment also determines their success of establishment once they managed to arrive.

From a biological point of view, the essence of understanding environmental gradients is the extent to which they, at a fixed spatial scale, are accompanied by changes in species composition which are not captured by measured environmental variables (Økland 1990; Lawesson & Oksanen 2002). A promising statistical approach to describe species responses that may result from environmental conditions was suggested by Huisman *et al.* (1993), in which a set of hierarchical models which include a skewed response and a symmetric response, are fitted by a maximum likelihood estimation (the so-called Huisman–Olf–Fresco (HOF) models).

In this paper, the combined analysis of a coenocline with HOF modelling of species behaviour is used for describing colonization patterns of woody species on reclaimed coal wastes in northern Spain. We hypothesize that fine-scale variation in abiotic factors along the forest-mine gradient affects colonization pattern of woody species. To understand these factors, we analysed changes in the floristic composition and in the abundance of the main woody colonizers according to the distance from the forest-mine border, as well as the spatial variability of the main edaphic and microclimatic parameters.

Materials and methods

Study area

This study examines three close sites, all surface-mined for coal, in the province of Palencia (northern Spain), near the village of Guardo (1110 a.m.s.l.; 42° 47'N, 4° 50'W), in the 'Montaña Palentina' area on predominantly limestone of Paleozoic age, with a presence of clay and to a lesser

degree of sand (Milder *et al.* 2008). The climate is sub-humid Mediterranean (MAPA 1991); with a rainy season in autumn and spring and dry season in July through August with only 8 per cent of the annual rainfall that is 973 mm (average 1973-2007; data provided by the Spanish Meteorological National Agency from the Meteorological Station at Guardo). The mean annual temperature for this period is 9.2 °C, the mean minimum in the coldest month (January) is -2.7 °C, and the mean maximum in the warmest month (August) is 25.9 °C. Most of the area surrounding the sites is forested with relatively diverse vegetation associated to the sessile oak (*Quercus petraea*) forests. The most abundant tree species associated to this type of forest in this area are: *Prunus avium*, *Ilex aquifolium*, *Malus sylvestris* and *Corylus avellana*, with an understory composed of *Cornus sanguinea*, *Euonymus europaeus*, *Crataegus monogyna*, *Lonicera xylosteum*, *L. periclymenum*, *Genista florida*, *Cytisus scoparius* and other shrub species.

Study sites were reclaimed around 15 years before our autumn 2005 sampling. All sites were regraded to approximately the original contour, and the surface was covered with 30 cm of topsoil amended with cattle manure (30 t ha⁻¹) and fertilizer (8N:15P:15K; 150 kg ha⁻¹). All sites were revegetated, in autumn 1990, with a commercial seed mix (210 kg ha⁻¹) containing grasses (80 per cent in weight) and legume herbs (20 per cent in weight). By 2005 the three sampling sites were colonized by native herbaceous and shrub species from the surrounding areas, regardless of the other species originally sown.

The three reclaimed mine sites are described as follows: Site I: 325x185 m, eight transects sampled from northeast to east edges, slope varying from 30 degrees to flat; Site II: 100x100 m, six transects sampled from northeast to east edges, slopes 18–22 degrees; Site III: 100x370 m, nine transects sampled from northwest to southwest edges, slope ca. 18 degrees.

Vegetation sampling

The sampling design followed that proposed by Hardt & Forman (1989). Transects 74 m long, extending 63 m onto the mine site and 11 m into the forest, were laid out perpendicular to the forest-mine boundary. Nineteen 2x2 m plots, centered at 4 m intervals along each transect, were sampled (3 plots into de forest and 16 into the mine). Transects traversing grossly disturbed areas such as roads or extensive gullies were omitted.

An initial transect point was established at the south-easternmost corner of each mine site, and subsequent transects were established around the forested boundary in a clockwise fashion at 30 m intervals at larger sites, and at 15 m intervals at the smaller site. The initial transect point was omitted from sampling at each site to minimize possible bias in starting point selection. The number

of transects varied with the size of the mine, ranging from 6 to 9 transects per site; a total of 23 transects were sampled through the study.

Within each 2x2 m sample plot, the number of individuals of all woody plants was censused; only 19 species were recorded through the study. Separate stems at ground level were recorded as individuals. Species nomenclature follows Tutin *et al.* (1964-1980).

Soil sampling and analyses

Once the vegetation sampling was finished, soil was sampled to a depth of 15 cm with a soil auger (diameter 3 cm) at one random point near each of the established 2x2m plots. The 23 soil samples from the same position along transects were pooled and thoroughly mixed to obtain a uniform sample of the soil characteristics of each position; hence there were 19 composited soil samples to evaluate potential differences in soil characteristics along the forest–mine gradient (see Table 3.1).

Table 3.1. Spatial variability of some soil characteristics, and Ellenberg indicator values for light (L) and soil moisture (F), along the forest–mine gradient.

Plot number along a transect	pH	Organic matter (per cent)	Available P (ppm)	Exchangeable K (ppm)	Total N (ppm)	Ratio C/N	L (1-9) ^a	F (1-12) ^a
1 ^b	5.21	11.95	5.1	289.20	4900	18.63	6.63	4.64
2 ^b	5.46	15.58	< 4.4	193.46	4400	24.67	6.62	4.65
3 ^b	5.46	9.78	4.5	219.29	4200	15.74	6.66	4.60
4	5.46	7.86	< 4.4	139.07	2800	17.55	6.86	4.55
5	5.56	5.20	11.7	92.81	2900	12.89	6.45	3.71
6	6.10	6.61	37.9	87.44	4100	11.22	6.64	3.85
7	5.95	3.83	10.9	117.01	2400	14.68	5.87	3.56
8	5.95	4.44	14.0	66.90	2200	15.67	6.06	3.26
9	6.29	4.55	23.3	136.90	2800	13.43	5.07	2.72
10	6.18	5.53	22.9	81.29	4100	11.26	5.09	7.72
11	5.69	4.20	6.9	107.46	2700	13.35	4.86	2.69
12	5.44	3.97	7.7	90.10	3000	11.24	4.35	2.41
13	5.58	3.01	< 4.4	82.09	2500	12.63	4.65	2.62
14	5.65	5.21	4.6	96.11	2500	14.77	5.24	3.07
15	6.04	4.67	< 4.4	77.98	2500	15.44	4.98	2.78
16	4.55	4.96	7.5	124.37	2500	15.58	3.74	1.98
17	5.60	4.62	4.6	87.29	2900	13.29	4.39	2.37
18	5.83	3.25	9.7	89.56	2500	10.09	4.48	2.30
19	6.07	9.24	23.7	85.39	4900	13.31	3.37	1.80

^aCategories for light and moisture scales according with the ECOFACT database; an increase in the number of category means an increase in requirements for light or moisture of species present within each plot along the transect (the forest–mine gradient).

^bPlots into the forest; the rest belonging to the mine.

Soil samples were air-dried, sieved (≤ 2 mm) and analysed for soil pH using a conductivity meter in a 1:2.5 soil/deionized water slurry (Allen 1974). Soil organic matter was determined using the k-dichromate oxidation method (Walkley 1947). Soil total nitrogen was measured using the Kjeldahl-method (Bremner & Mulvaney 1982). Available P was measured using the Olsen method (Olsen & Sommers 1982), and exchangeable K^+ was extracted with 1N ammonium acetate at pH 7 by shaking for 30 min and determined using atomic absorption spectroscopy (Allen 1974).

Data analyses

DCA (Detrended Correspondence Analysis) was used to extract the primary ordination axes or coenocline (Lawesson & Oksanen 2002). DCA constructs ordination axes from eigenvectors, and the positions of the sample plots along these axes relative to each other represent their floristic similarity, expressed in standard deviation (SD) units that can be interpreted in terms of diversity or compositional turnover (Økland 1990; Lawesson & Oksanen 2002). The extracted ordination axes may conveniently be considered as standardized, abstract complex environmental gradients or coenoclines (Lawesson & Oksanen 2002). For simplicity, only the first ordination axis (DCA1) is used in this paper. Besides indirect interpretation of this ordination axis, sample ordination scores were tested for a significant correlation with the explanatory variables by means of Kendall's τ . The explanatory variables considered in this study were soil parameters (pH, organic matter, N, P, K and C/N), and the unweighted Ellenberg indicator values (Ellenberg *et al.* 1991) for light (L) and soil moisture (F).

The unweighted Ellenberg indicator values were calculated for each plot by averaging the available indicator values for the species present in each plot (see Table 3.1). The available indicator value for each species was extracted from the ECOFACT database (Ellenberg 1999), and it is an addimensional value assigned to each species that encapsulate information about its realised ecological niche with respect to different ecological factors such as light or moisture. The categories for light and moisture scales ranged from 1 to 9 and from 1 to 12, respectively, and species are assigned into each category according with their preference of light or moisture; increasing the number of category as light or moisture species requirements increase.

Species responses along the DCA1 coenocline were modelled by HOF models (Huisman *et al.* 1993). HOF models are a means of describing species responses, which may result from both environmental conditions and intra- and inter-specific interactions (Lawesson & Oksanen 2002). These are a hierarchical set of five response models, ranked by their increasing complexity (Model I, no species trend; Model II, increasing or decreasing trend; Model III, increasing or decreasing trend

below maximum attainable response; Model IV, symmetrical response curve; Model V, skewed response curve). The AIC statistic (Akaike 1973) was used to select the most appropriate response model for each species (Burnham & Anderson 2002; Johnson & Omland 2004); smaller values of AIC indicate better (more parsimonious) models. Only HOF response curves of species sufficiently frequent to be modelled (10 of 19 included in DCA) were computed to illustrate the broad trends of compositional change.

DCA was carried out using the CANOCO 4.5 (Ter Braak & Šmilauer 2002), with standard options and no downweighting of rare species. HOF models were carried out using the GRAVY package (Oksanen & Minchin 2002; Oksanen 2004) implemented in the R software environment (version 2.4.1; R Development Core Team 2006). Correlation analyses were carried out using STATISTICA software v. 5.1.

Results

DCA and coenocline interpretation

The DCA performed on the complete data set produced an ordination with a first axis gradient length of 3.87 SD units. The eigenvalues (λ) for the first four DCA axes were 0.85, 0.40, 0.29 and 0.22, respectively. The Kendall's τ coefficient indicated a highly significant negative correlation ($p < 0.001$) between plot scores along DCA1 and their belonging to the forest or mine area ($\tau = -0.72$), and with their distance to the forest boundary ($\tau = -0.59$). This suggests a gradient strongly associated with environment type, which influences the species composition of woody plant communities (Figure 3.1b), although modified by the effect of the distance from a propagules source (the adjacent forest). The plots into the forest and those in the mine area but close to the forest boundary cluster together on the right of the diagram, whereas plots in the open mine area cluster on the left (Figure 3.1a). Species composition gradually changes from the forest to the mine; from those exclusive of the forest (*Erica arborea*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *Malus sylvestris*, *Vaccium myrtillus*, *Viburnum lantana*) to the right end of DCA1, and those more abundant in the open mine area (*Cytisus scoparius*, *Genista florida*) to the left end (Figure 3.1b).

The Kendall's τ coefficient also indicated a highly significant positive correlation ($p < 0.001$) between plot scores along DCA1 and organic matter ($\tau = 0.56$), potassium ($\tau = 0.57$), nitrogen ($\tau = 0.41$), C/N ratio ($\tau = 0.59$), and unweighted average Ellenberg value of soil moisture ($\tau = 0.51$), while pH ($\tau = -0.64$), phosphorus ($\tau = -0.40$) and unweighted average Ellenberg value of light ($\tau = -0.80$) were negatively correlated ($p < 0.001$) with DCA1 (see Table 3.1 for edaphic and microclimatic parameters). Therefore, variations in the species composition and number of colonizing stems

produced along DCA1 (primary coenocline) can be caused by changes in soil conditions and light. Thus, colonization is not only determined by distance itself, but it is also a result of the existing gradient of these parameters (soil conditions and light) that runs perpendicular to the boundary, from the forest to the mine.

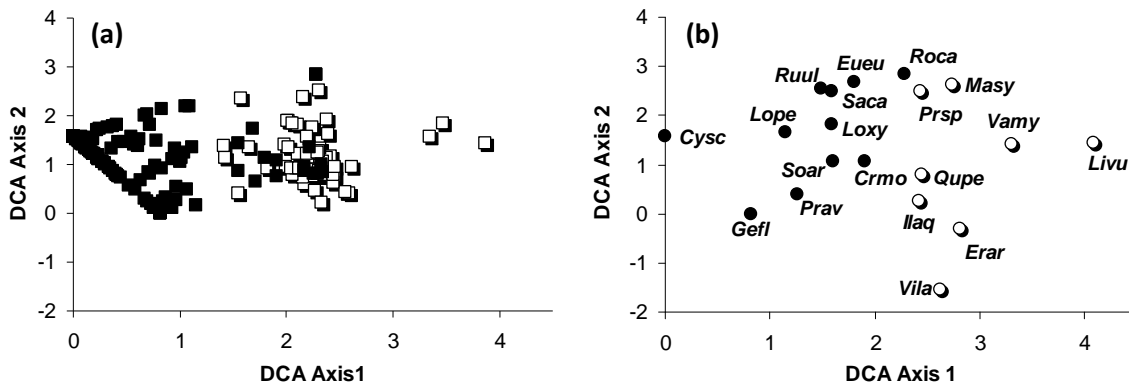


Figure 3.1. DCA ordination of (a) 437 plots (19 plots for each of 23 transects), and (b) 19 woody species, listed by first two letters of genus and species name; full and empty symbols refer to plots belonging to mine area or forest edge, respectively. Species codes: *Crataegus monogyna* (Crmo), *Cytisus scoparius* (Cysc), *Erica arborea* (Erar), *Euonymus europaeus* (Eueu), *Genista florida* (Gefl), *Ilex aquifolium* (Ilaq), *Lonicera periclymenun* (Lope), *L. xylosteum* (Loxy), *Ligustrum vulgare* (Livu), *Malus sylvestris* (Masy), *Prunus spinosa* (Prsp), *Prunus avium* (Prav), *Quercus petraea* (Qupe), *Rosa canina* (Roca), *Rubus ulmifolius* (Ruul), *Salix caprea* (Saca), *Sorbus aria* (Soar), *Vaccinium myrtillus* (Vamy) and *Viburnum lantana* (Vila).

Although it is obvious that there is a gradient of environmental conditions from the forest to the mine, many differences can be found among plots into the mine area in relation with some edaphic parameters; particularly between plot 19 and the rest for N, P and organic matter percentage, showing a great heterogeneity in the own composition of coal wastes piled up (see Table 3.1).

HOF response models

Most of the species HOF modelled (*Quercus petraea*, *Rosa canina*, *Rubus ulmifolius*, *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaeus*, *Ilex aquifolium* and *Sorbus aria*) showed monotone responses with decreasing trends (HOF model II; Figure 3.2) along the environmental gradient from the forest to the open mined area. Species of this group had higher abundances in the forest, but as distance to forest boundary increased the number of colonizing stems decreased, at a higher rate in the first meters of distance to forest boundary. An aspect which should be emphasized is that *Q. petraea*, which is included in this group, is the dominant species in the forest. The rest of species included in this

group, which are not highly abundant in the forest, do not colonize intensely the mine area.

Erica arborea, which was only found in the forest edge, showed a decreasing trend below maximum attainable response (HOF model III) (Figure 3.2b).

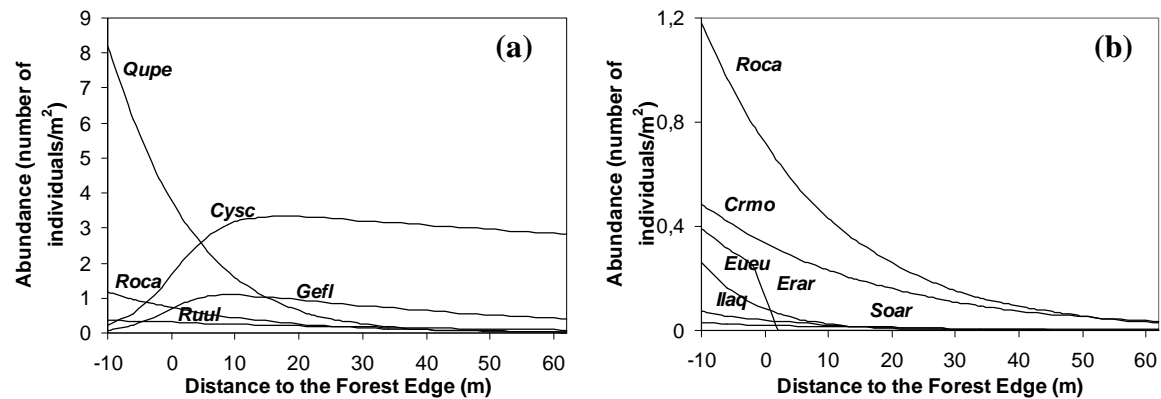


Figure 3.2. HOF-derived response curves showing the response of the most common species, relative to the environmental gradient from the forest (negative axis 1) to the mine area (positive axis 1). Graphs separated for clarity of scale including in both the trend of *Rosa canina* as a reference. For species codes see Figure 3.1.

Finally, *Cytisus scoparius* and *Genista florida* showed skewed response curves (HOF model V; Figure 3.2a). Both species were less abundant in the forest, but as distance to the forest boundary increased, the number of colonizing stems also increased, reaching the maximum abundance around 15 m and 10 m of distance to the forest boundary, respectively.

These results suggest that the species clearly dominant in the forest (*Quercus petraea*) is one of the less abundant species in the mine area. On the contrary, species not especially abundant in the forest such as *Cytisus scoparius* and *Genista florida* colonize more intensely the mine area.

Discussion

Our results showed how the primary coenocline extracted from DCA1 reflected a gradient in environmental conditions influencing the species composition of woody plant communities, from the more shade, moist and dense forest on acid and rich soils to the open, dry and oligotrophic grassland. Particularly, the colonization pattern of woody species might be affected in the study area by the fine-scale variation in abiotic factors, such as the increase in pH, P, light, and the decrease in K, N, C/N, organic matter and soil moisture, from the forest to the mine. It is known that habitat heterogeneity (Kollman & Schill 1996), as well as the distance from a propagules source (Martínez-

Ruiz & Marrs 2007; Müller *et al.* 2007), affects the main processes of seed dispersal and establishment.

Difficulties in colonizing the mine area for species that are forest specialists, as *Quercus petraea*, and other species also found in the study area such as *Euonymus europaeus*, *Ilex aquifolium* and *Sorbus aria*, could be explained by lower phenotypic plasticity to light (Chazdon *et al.* 1996; Ribeiro *et al.* 2005) and lower acclimation potential to increasing light (Fetcher *et al.* 1983; Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991) which is associated to late successional species (Rodríguez *et al.* 2008). Compared to a forest, crops and grasslands allow more solar radiation (light) to reach the ground; consequently, temperatures tend to be higher near the ground. In contrast, the environment under the forest canopy is cooler, moister and more uniform (Murcia 1995).

It is also known that *Q. petraea* prefers sites with deeper and more humid soils than other species of the same genus also present in the study area, such as *Q. pyrenaica* (Pardo *et al.* 2004) with lower water and soil needs. Both the rapid growth and acclimation potential showed by *Q. petraea* in non-water-limited and productive sites, where among-species competition for resources is the driving force of regeneration (Keddy *et al.* 1997), are likely to enhance its competitive ability. However, in Mediterranean ecosystems, as in our study area, recruitment relies to a greater extent on the capacity of seedlings to endure the combination of multiple stresses and disturbances, such as nutrient or water shortages, wildfires or herbivore damages (Rodríguez *et al.* 2008). Probably, the modest presence of *Q. petraea* in Mediterranean ecosystems, where it only forms small stands in favourable areas at high altitudes or northern exposures, it is precisely due to this characteristic (Rodríguez *et al.* 2008).

Similarly, responsiveness to resource availability is relatively low for some Mediterranean woody species, as a result of an adaptation to limiting stressful environments (Valladares *et al.* 2002; Chambel *et al.* 2005), so that one might expect a different response to light between seedlings of a sub-Mediterranean and a temperate species of similar successional status (Rodríguez *et al.* 2008). Particularly, *Cytisus scoparius* and *Genista florida* could be two Mediterranean species adapted to stressful environments, because they usually predominate in the forest degradation stages, just as it seems to happen in the study area where they are the most active colonizing species on lands mined for coal. Adaptation of species to extreme soil conditions is fundamental in the colonization of degraded areas (Bradshaw & Chadwick 1980).

Furthermore, forest edges have always been associated with lower humidity and higher air temperatures (Kapos 1989; Williams-Linera 1990), higher soil temperatures and increased solar radiation (Brothers & Spingarn, 1992), and lower soil moisture (Camargo & Kapos 1995; Jose *et al.*

1996). These microclimatic conditions can reduce decomposition rates (Kapos *et al.* 1993), which can favour a relatively lower soil organic carbon content near the edge relative to the interior (Jose *et al.* 1996). These same micro-environmental factors, through their influence on decomposition rate, can control nutrient availability. Therefore, light is not the only factor determining the colonization pattern of woody species in the study area, edaphic factors have an important influence on forest regeneration, perhaps much more than micro-environmental factors (Jose *et al.* 1996).

Hence, it is reasonable to assume that species that were found colonizing intensely the mine (*Cytisus scoparius* and *Genista florida*) may be adapted to conditions characterised by lower soil moisture and nutrients, and higher light availability, whereas other species with other preferences, such as *Erica arborea*, are not capable of expanding out of the forest edge. Studies from temperate deciduous forest have shown that species composition differs markedly between forest edge and interior (Jose *et al.* 1996). In the particular case of *E. arborea* the seeds do not disperse a great distance (Mesléard & Lepart 1991) and most of them come from its persistent soil seed bank (Valbuena & Vera 2002) that is not present in the coal mining wastes; thus its low dispersion is limited to the forest interior.

Similarly, *Crataegus monogyna*, *Rosa canina* and *Rubus ulmifolius*, which are usually found forming the thorny border on this type of forests, decreases the number of colonizing individuals as the distance to the forest edge increases. Even more, most of the colonizing stems found at some distance to the forest edge were establish under the canopy of nurse shrubs, mainly *Cytisus scoparius* and *Genista florida*. Even though this species are usually found colonizing open areas in this forests, for their establishment is essential the existence of high-quality microsites with deep and cool soils.

Perspectives for future studies

Our results showed that natural woody colonization on lands mined for coal in Spain is scarce and concentrated in the proximity of the forest, as occurs in other environments (Hardt & Forman 1989); thereby colonization increases as distance to the forest decreases. Certain properties of ecotones (Jordana & Arbea 1987) such as higher relative humidity than in nearby open areas, higher diversity and richness of edaphic fauna, higher biological activity that as a consequence generates a higher decomposition rate of organic matter, higher soil formation and stabilization rate, etc., which produces an increment in biomass and shrub density in the forest edge, can explain this trend. Furthermore, Hardt & Forman (1989) found that clonal species accounted for most of the immigration to the reclaimed mines.

Moreover, herbaceous vegetation can represent an important barrier for seed reproduction, retarding early growth of woody species from seeds (Plass 1968; Vogel & Berg 1973), whereas other woody colonizers could favour their establishment (Kitzberg *et al.* 2000; Choler *et al.* 2001). In fact, the only individual stems found over 5 m of distance to the edge, were capable to settle there thanks to the refuge that *Cytisus scoparius* and *Genista florida* offer, not only for *Quercus petraea* but also for *Crataegus monogyna*, *Rosa canina* and *Rubus ulmifolius*.

Therefore, topics such as the positive interactions among-species (facilitation), regenerative strategies of species, dispersal modes and influence of herbivory pressure should be approached in a deeper degree in future studies to provide more information on the mechanisms that can favour forest expansion in areas affected for coal mining all around the world.

Conclusions

In conclusion, the results suggest that the species clearly dominant in the forest (*Quercus petraea*) is one of the less abundant species in the mine area, which can be due to the fact that forest woody species, in general, are incapable of dispersing their seeds long distances. On the other hand, the most active colonizers of the mine (*Cytisus scoparius* and *Genista florida*) are not specially abundant in the forest edge. The rest of species, with a not very high abundance in the forest, do not colonize intensely the mine area. Therefore, the composition of woody species in the forest is not a good predictor of the colonizing intensity, not even of the species composition in the mine area.

The knowledge of the mechanisms driving *Q. petraea* forest expansion has an especial value for the study area, since it is in the southern limit of the distribution of *Q. petraea* forests worldwide. These forests are among the most threatened of our country, and in the study area they have a very high environmental and landscape value. Therefore, they have to be managed in a rational way to promote biodiversity conservation and forest expansion (Milder *et al.* 2008).

Acknowledgements

We thank the mining company 'UMINSA.' for permission to work at this Palencia coal-mine, monitoring their revegetation works, and Jesús Gómez Riesco for fieldwork assistance. This study was partially supported by the Project 18I-QCB from CajaCírculo Foundation to C. Martínez-Ruiz.

References

- Akaike, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle, pp: 267-281. In: Petrov, B.N. & Csaki, F. (eds), **Second international symposium on information theory**. Akademiai Kiado, Budapest.
- Allen, SE. 1974. **Chemical analysis of ecological materials**. Blackwell, London.
- Anderson, D.S., Davis, R.B. & Janssens, J.A. 1995. Relationship of bryophytes and lichens to environmental gradients in Maine peatlands. **Vegetatio**, 120: 147-159.
- Bradshaw, A.D. & Chadwick, M.J. 1980. **The restoration of land**. Blackwell, London.
- Bramble, W.C. & Ashley, R.H. 1955. Natural revegetation of spoils banks in central Pennsylvania. **Ecology**, 36: 417-423.
- Bremner, J.M. & Mulvaney, C.S. 1982. Nitrogen total, pp. 595-624. In: Page, A.L., Miller, R.H. & Keeney, D.R. (eds.), **Methods of soil analysis**. American Society of Agronomy, Madison.
- Brothers, T.S. & Spingarn, A. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central India old-growth forests. **Conservation Biology**, 6: 91-100.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. **Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach**. Springer, New York.
- Callaway, R.M. 1992. Effect of shrub on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. **Ecology**, 73: 2118-2128.
- Camargo, J.L.C. & Kapos, V. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology**, 11: 205-221.
- Chambel, M.R., Climent, J., Alia, R. & Valladares, F. 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. **Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales**, 14: 334-344.
- Chazdon, R.L., Pearcy, R.W., Lee, D.W. & Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments, pp: 5-55. In: Mulkey, S., Chazdon, R.L. & Smith, A.P. (eds.), **Tropical Forest Plants Ecophysiology**. Chapman and Hall, New York.
- Chen, J., Franklin, J.F. & Spies, T.A. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-Fir Forest. **Ecological Applications**, 5: 74-86.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, M.R. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. **Ecology**, 82: 3295-3308.
- Ellenberg, H. 1999. Ellenberg's indicator values for British plants. **ECOFACT**. Volume 2, Technical Annex. Published for DETR under licence from the Controller of Her Majesty's Stationery Office, Huntingdon.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. **Scripta Geobotanica**, 18: 1-248.
- Fetcher, N., Strain, B.R. & Oberbauer, S.F. 1983. Effect of light regime on the growth, leaf morphology and water relations of seedlings of two species of tropical tress. **Oecologia**, 5: 314-319.
- Gómez, J.M., García, D. & Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. **Forest Ecology and Management**, 180: 125-134.
- González-Alday, J., Marrs, R. & Martínez-Ruiz, C. 2009. Soil seed bank formation during early revegetation after hydroseeding in reclaimed coal wastes. **Ecological Engineering**, 35: 1062-1069.
- Hardt, R.A. & Forman, R.T.T. 1989. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. **Ecology**, 70: 1252-1260.
- Huisman, J., Olff, H. & Fresco, L.F.M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. **Journal of Vegetation Science**, 4: 37-46.
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution**,

19: 101-108.

- Johnson, N.C. & Wedin, D.A. 1997. Soil carbon, nutrients and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. **Ecological Applications**, 7: 171-182.
- Jordana, R. & Arbea, J.I. 1987. Effect of reforestation by conifers in natural biotopes of middle and south Navarra (northern Spain). **Revue Suisse de Zoologie**, 94: 491-502.
- Jose, S., Gillespie, A.R., George, S.J. & Kumar, B.M. 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. **Forest Ecology and Management**, 87: 51-62.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, 5: 173-185.
- Kapos, V., Ganade, J.M., Matsui, E., Victoria, R.L. 1993. $\delta^{13}\text{C}$ as an indicator of edge effects in tropical rainforest reserves. **Journal of Ecology**, 81: 425-432.
- Kapos, V., Wandelli, E., Camargo, J.L. & Ganade, G. 1997. Edge-to-interior changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia, pp: 33-43. In: Laurence, W.F. & Bierregaard, R.O.J. (eds.), **Tropical forest remnants ecology, management, and conservation of fragmented communities**. The University Chicago Press, Chicago.
- Keddy, P.A., Twolan-Strutt, L. & Shipley, B. 1997. Experimental evidence that interspecific competitive asymmetry increases with soil productivity. **Oikos**, 80: 253-256.
- Kitzberg, T., Steinaker, D.F. & Veblen, T.T. 2000. Effects of dynamic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. **Ecology**, 81: 1914-1924.
- Kollmann, J., Schill, H.P. 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. **Vegetatio**, 125: 193-205.
- Lawesson, J.E. & Oksanen, J. 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. **Journal of Vegetation Science**, 13: 279-290.
- López-Barrera, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. **Ecosistemas**, 1: 55-68. URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/041/revision1.htm>
- López-Barrera, F., Newton, A. & Manson, R. 2005. Edge effects in a tropical montane forest mosaic: experimental tests of post-dispersal acorn removal. **Ecological Restoration**, 20: 31-40.
- MAPA (Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación). 1991. **Caracterización agroclimática de la provincia de Palencia**. MAPA, Madrid.
- Martínez-Ruiz, C. & Marrs, R.H. 2007. Some factors affecting successional change on uranium mine wastes: insights for ecological restoration. **Applied Vegetation Science**, 10: 333-342.
- Matlack, GR. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge trends in space and successional time. **Journal of Ecology**, 82: 113-123.
- Mesléard, F. & Lepart, J. 1991. Germination and seedling dynamics of *Arbutus unedo* and *Erica arborea* on Corsica. **Journal of Vegetation Science**, 2: 155-164.
- Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2008. Influencia de la forma del borde del bosque en la colonización de leñosas: aplicaciones en restauración de escombreras mineras. **Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales**, 28: 259-264.
- Müller, S.C., Overbeck, G.E., Pfadenhauer, J. & Pillar, V.D. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. **Plant Ecology**, 189: 1-14.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, 10: 58-62.
- Newmak, WD. 2001. Tanzanian forest edge microclimate gradients: dynamic patterns. **Biotropica**, 33: 2-11.
- Økland, R.H. 1990. Vegetation ecology: theory methods and applications with reference to Fennoscandia. **Sommerfeltia**, 1(Suppl): 1-233.
- Oksanen, J. 2004. **Gradient Analysis of Vegetation (Gravy) software, version 0.0-21**. URL:

- <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/softhelp/softalist.html>.
- Oksanen, J. & Minchin, P.R. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? **Ecological Modelling**, 157: 119-129.
- Olsen, S.R. & Sommers, L.E. 1982. Phosphorus, pp: 403-427. In: Page, A.L., Miller, R.H. & Keeney, D.R. (eds.) **Methods of soil analysis**. American Society of Agronomy, Madison.
- Oosterhoorn, M. & Kapelle, M. 2000. Vegetation structure and composition along an interior edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. **Forest Ecology and Management**, 126: 291-307.
- Pardo, F., Gil, L. & Pardos, J.A. 2004. Structure and composition of pole stage stands developed in an ancient Wood pasture in central Spain. **Forestry**, 77: 67-74.
- Parmenter, R.R., MacMahon, J.A., Waaland, M.E., Steube, M.M. & Crisafulli, C.M. 1985. Reclamation of surface coal mines in western Wyoming for wildlife habitat. **Reclamation and Revegetation Research**, 4: 93-115.
- Plass, W.P. 1968. Tree survival and growth on fescue-covered spoils banks. United States Service Research Note NE-90. **Research Bulletin 1149**. USDA Forest Service, Columbus, OH.
- Prach, K. & Pyšek, P. 1994. Spontaneous establishment of woody plants in central European derelict sites and their potential for reclamation. **Restoration Ecology**, 2: 190-197.
- R Development Core Team. 2006. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>
- Ribeiro, R.V., Souza, G.M., Oliveira, R.F. & Machado, E.C. 2005. Photosynthetic responses of tropical species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**, 28: 149-161.
- Rodríguez, J., Pardos, J.A., Gil, L., Reich, P.B. & Aranda, A. 2008. Light response in seedling of temperate (*Quercus petraea*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. **Plant Ecology**, 195: 273-285.
- Rousset, O. & Lepart, J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). **Journal of Ecology**, 88: 401-412.
- Saunders, S.C., Chen, J., Drummer, T.D. & Crow, T.R. 1999. Modelling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. **Forest Ecology and Management**, 117: 17-31.
- Strauss-Debenedeti, S. & Bazzaz, F.A. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. **Oecologia**, 87: 377-387.
- Ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. 2002. **CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)**. Microcomputer Power, Ithaca.
- Tutin, G.T., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (eds.). 1964-1980. **Flora Europaea**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Valbuena, L. & Vera, M.L. 2002. The effects of thermal scarification and seed storage on germination of four heathland species. **Plant Ecology**, 161: 137-144.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martínez Ferri, E., Pérez-Corona, E. & Manrique, E. 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? **New Phytologist**, 156: 457-467.
- Vogel, W.G. & Berg, W.A. 1973. Fertilizer and herbaceous cover influence establishment of direct-seeded black locust on coal-mine spoils, vol. 1, pp. 189-198. In Hutnik, R.J. & Davis, G. (eds.), **Ecology and reclamation of devastated land**. Gordon and Breach, New York.
- Walkley, A. 1947. A critical examination of rapid method for determining organic carbon in soils. **Soil Science**, 63: 251-254.
- Westman, W.E. 1991. Measuring realized niche spaces: climatic responses of chaparral and coastal sage scrub. **Ecology**, 72: 1678-1684.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. **Journal of Ecology**, 78: 356-373.

Capítulo 4



Capítulo 4

Influencia de la forma del borde en la colonización de leñosas y en la expansión del bosque en ecosistemas degradados.

Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente manuscrito:

Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Forest edge shape influence on woody colonization and forest expansion on degraded ecosystems. Enviado a *Landscape Ecology* en mayo de 2015.

Resumen

La forma del límite entre diferentes ecosistemas o elementos del paisaje afecta, sin lugar a dudas, a los procesos ecológicos y a su dinámica. Sin embargo, poco se conoce sobre su influencia en la dinámica de la regeneración de los bosques en áreas degradadas, como son las minas de carbón a cielo abierto. En este estudio se valora la influencia de la forma del borde entre dos manchas de vegetación con fuerte contraste (el pastizal de la mina y el bosque adyacente) en la colonización de leñosas en el norte de España. En el muestreo se mide la colonización de las especies leñosas y los signos de ramoneo en tres minas restauradas 15 años antes, a lo largo de 24 transectos que se establecieron perpendicularmente al borde entre la mina y el bosque, atendiendo a su forma (cóncava, convexa y recto). Los resultados indican que la mina fue colonizada desde el borde del bosque por unas pocas especies leñosas, siendo la intensidad de colonización decreciente al incrementarse la distancia a dicho borde. Además, esta intensidad de colonización cambia en función de la forma del borde, es decir, la colonización es más intensa en los bordes cóncavos que en los convexos, mientras que los bordes rectos ocupan una situación intermedia. Por otro lado, la mayor intensidad y frecuencia de ramoneo se concentra en los primeros metros desde el borde del bosque, siendo máxima en las convexidades. Se concluye que la composición y abundancia de especies en el borde del bosque no es un buen predictor de la composición e intensidad de la colonización de leñosas en la mina. Además, los patrones de colonización tan marcadamente diferentes, en particular entre los bordes cóncavos y convexos, parecen ser el resultado, principalmente, de los procesos de inmigración que interactúan directamente con la forma del borde como característica espacial que afecta a otras variables. Por tanto, las características del borde tienen un gran potencial para ser utilizados en la restauración de bosques autóctonos, tanto en zonas mineras como en otras áreas degradadas, sobre la base de los procesos naturales. En particular, se discuten las implicaciones de estos resultados en la expansión de los bosques de roble albar a lo largo de los bordes en paisajes forestales mediterráneos fragmentados.

Palabras clave: forma del borde; patrones de ramoneo; fragmentación; clima sub-mediterráneo; norte de España; *Quercus petraea*; sucesión espontánea; minería de carbón a cielo abierto.

Forest edge shape influence on woody colonization and forest expansion on degraded ecosystems

Abstract

Context Boundary form between ecosystems or landscape elements doubtless affects ecological processes and dynamics. However, little is known about its influence on forest regeneration dynamics in degraded areas, such as open-cast coal mines.

Objectives We evaluated the ecological significance of edge shape between two patches with contrasting vegetation (mine grassland and adjacent forest) on woody colonization in Northern Spain.

Methods Woody species colonization and browsing traces were measured on three 15 years-old reclaimed coal mines, along 24 transects that were laid out perpendicular to the forest-mine boundary and classified attending to their shape (concave, convex and straight).

Results Mines were colonized from the forest edge by few woody species, whose colonization intensity decreased as distance to the edge increased, and differed depending on the edge shape, i.e. more intense colonization in concave than in convex edges whereas straight edges occupy an intermediate position. The highest browsing intensity and frequency were concentrated in the first meters from the forest edge, being highest in convexities.

Conclusions Species composition and abundance in the forest edge was a poor predictor of colonization composition and intensity. The strikingly different colonization patterns that particularly opposites concave vs. convex boundaries appear to be primarily the result of the immigration process interacting directly with the boundary shape as a spatial characteristic that affects others variables. Therefore, edge characteristics have a strong potential to be used in the restoration of native forests, in mined lands and other degraded areas, based on natural processes. In particular, the implications of our results for sessile oak forest expansion along edges in fragmented Mediterranean forest landscapes were discussed.

Key words: boundary form; browsing pattern; fragmentation; Sub-Mediterranean climate; Northern Spain; *Quercus petraea*; spontaneous succession; Surface coal-mining.

Introduction

The boundary form between different ecosystems or landscape elements can be widely varied (Forman & Moore 1992), including concave, convex and straight shapes among them. Convexities are characterized by a particular species and microenvironment composition as a result of the exposure on three sides to the surrounding matrix. On the contrary, concavities that are less exposed and have an ameliorated microclimate became areas with higher exchange rates due to colonization processes (Forman 1995).

Such boundary forms doubtless affect ecological processes and dynamics (Forman & Moore 1992; Forman 1995). Among other aspects, it can determine patch expansion or contraction (Forman & Godron 1986), because adjacent patch shapes interdigitate each other, and interact significantly with the orientation of directional forces in the landscape, such as wind and species dispersion from source areas (Hardt & Forman 1989). Many of these effects emanate from the relation existing between the shape of patches, interactions with the surrounding matrix and transport within a patch (Forman 1986; Forman & Godron 1986; Hardt & Forman 1989).

Therefore, edges created by habitat fragmentation mediate the rates of flow of energy, matter (López-Barrera *et al.* 2007) and organisms (Milder *et al.* 2013). How edges mediate these fluxes is determined by edge permeability, which measures the tendency of an edge to inhibit or enhance the movement of organisms, material, or energy across it (Stamps *et al.* 1987; López-Barrera *et al.* 2007). The degree of permeability often varies inversely with the degree of vegetation contrast created by different edge types (Cadenasso & Pickett 2000; Cadenasso & Pickett 2001; Ries *et al.* 2004). If the movement of organisms is determined by edge permeability, and it can also determine seed mobility, then it can influence the invasion of woody species and, therefore, affect forest expansion from the forest edge (López-Barrera 2004).

Although implications of edge permeability in terms of forest conservation, regeneration and wildlife management are clear (Lopez-Barrera 2004; Murcia 2005; López-Barrera *et al.* 2005, 2007), few studies have been carried out to assess the influence of edge shape on forest expansion in general, and in particular in degraded areas, such as those affected by coal mining (Hardt & Forman 1989). In northern Palencia, Spain, as in other areas in the world, opencast coal mining plays an important role in the dynamics of landscape fragmentation (Milder *et al.* 2013). It has been observed that after restoration of coal mines the initial patches of herbaceous vegetation are colonized by woody species from the forest edge or dispersed by wind or animals from surrounding areas (Milder *et al.* 2013). This process is strongly affected by interactions between the surrounding forest matrix and the grassland patch and is probably influenced by the geometry of the patch.

In this context, the aim of this study was to evaluate the ecological significance of edge shape between two patches with contrasting vegetation (grassland and forest) on woody colonization of reclaimed coal mines in Northern Palencia (Spain). We hypothesize that (1) edge shape affects colonization patterns: higher intensity and colonizing distance of woody species in concave than in convex boundaries; (2) species composition of the forest edge is not a good predictor of the colonization intensity and the species composition in the mine area; and (3) herbivore browsing is concentrated along the edge of the patch and plays a key role in determining colonization patterns. The resulting information may offer strong possibilities for landscape conservation (Murcia 1995) and

restoration of disturbed sites, as lands mined for coal in Northern Spain, based on spontaneous processes such as colonization and succession (Prach & Hobbs 2008; Prach & Walker 2011).

Methods

Study area

This study examines three close sites, all surface-mined for coal, in the province of Palencia (northern Spain), near the village of Guardo (1110 m a.s.l.). They lie at 42°47'N, 4°50'W in the 'Montaña Palentina' area on predominantly limestone of Paleozoic age, with the presence of clay and to a lesser degree of sand (Milder *et al.* 2013). The climate is sub-humid Mediterranean (MAPA 1991) with a mean annual rainfall of 973 mm/year (average 1973-2007 from the Meteorological Station at Guardo), the rainy season in autumn and spring, and acute summer droughts from July through August with only 8% of the annual rainfall. The mean annual temperature for this period is 9.2 °C, the mean minimum in the coldest month (January) is -2.7 °C, and the mean maximum in the warmest month (August) is 25.9 °C. Most of the area surrounding the sites is forested with relatively diverse vegetation associated to the sessile oak (*Quercus petraea*) forests (for more details see Milder *et al.* 2013).

Study sites were reclaimed around 15 years before our autumn 2005 sampling. All sites were regraded to approximately the original contour, and the surface was covered with 30 cm of topsoil amended with cattle manure (30 t/ha) and fertilizer (8N:15P:15K; 150 kg/ha). All sites were revegetated with a commercial seed mix (210 kg/ha) of grasses and legume herbs (80:20 by weight). By 2005 the three sampling sites were colonized by native herbaceous and shrub species, mainly *Cytisus scoparius* and *Genista florida*, from the surrounding areas, regardless of the other species originally sown. The area is being grazed freely by wild animals from the surrounding landscape (deer, roe deer and wild boar), cattle and horses.

The three reclaimed mine sites are described as follows: Site I: 325mx185 m, eight transects sampled from northeast to east edges, slope varying from 30° to flat; Site II: 100mx100 m, six transects sampled from northeast to east edges, slopes 18–22°; Site III: 100mx370 m, ten transects sampled from northwest to southwest edges, slope ca. 18°.

Vegetation sampling

The sampling design followed that proposed by Hardt & Forman (1989). Transects 74 m long, extending 63 m onto the mine site and 11 m into the forest, were laid out perpendicular to the forest-mine boundary. Nineteen 2x2 m plots, centered at 4 m intervals along each transect, were sampled, i.e. three plots into the forest and 16 into the mine.

An initial transect point was established at the south-easternmost corner of each mine site, and subsequent transects were established around the forested boundary in a clockwise fashion at 30 m intervals at larger sites, and at 15 m intervals at the smaller site. The initial transect point was omitted from sampling at each site to minimize possible bias in starting point selection. Transects traversing grossly disturbed areas such as roads or extensive gullies were omitted.

At each transect, the boundary form was recorded as concave, straight or convex in relation to the forest (i.e. a concave boundary is a projection of grass-vegetated mine into forest), accordingly with the Hardt & Forman (1989) methodology. A total of 24 transects were sampled through the study, including 9 concaves, 8 convex and 7 straight boundaries.

Within each 2x2 m sample plot, the number of individuals of all woody plants was censused, recording also size class, and presence or absence of browsing evidence. Separate stems at ground level were recorded as individuals. Five size classes were used: (1) ≤ 0.3 m height; (2) > 0.3 and ≤ 0.6 m height; (3) > 0.6 m and ≤ 2 m height; (4) > 2 m height, with diameter at breast height (dbh) < 10 cm; (5) > 2 m height, with dbh ≥ 10 cm. The presence of a cut stem or twig was recorded as evidence of browsing. Species nomenclature follows Tutin *et al.* (1964-1980).

Data analysis

All statistical analyses were implemented in the R software environment (version 2.12.2; R Development Core Team 2011). To assess the influence of edge shape and distance from the forest edge on woody colonization intensity and browsing frequency and intensity of the mines, non-linear regression analyses were carried out (GLM models), being in all cases the logarithm model the expression of the best adjustment (lower residuals) to mean values. Pearson's correlation coefficient (r) between abundance of species colonizing mines and its abundance in the adjacent forest edge was calculated per transect ($n=24$). Only the six more abundant colonizing woody species, i.e. those that accounted for more than 2% of all the colonizing individual stems (*Cytisus scoparius*, *Genista florida*, *Quercus petraea*, *Rosa canina*, *Rubus ulmifolius* and *Crataegus monogyna*) were considered for the regression and correlation analyses. The rest of species, all together accounted only for 1.1% of total colonization.

Results

Woody colonization of the mines

Sixteen of the twenty-one woody species found through the study were colonizing the mines (Table 4.1). The five species present in the forest edge that did not colonize the mines were: *Erica arborea*, *Vaccinium myrtillus*, *Malus sylvestris*, *Prunus spinosa* and *Viburnum lantana*. Four of the sixteen species colonizing the mines were exclusive of the mines (*Prunus avium*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia* and *Amelanchier ovalis*), i.e. they were not found occupying the forest edge, but as a whole they only accounted for 0.2% of all colonizing individual stems.

Table 4.1. Sixteen woody species colonizing the reclaimed coal-mine sites. Stems of each species were censused in 384 plots (2x2 m) along twenty-four transects (62 m long) on three mine sites in Guardo (northern Palencia; Spain).

Species	Total number of stems	Colonization (%) ^a	Relative frequency (%) ^b
<i>Cytisus scoparius</i>	3080	66.50	100
<i>Genista florida</i>	844	18.20	100
<i>Quercus petraea</i>	320	6.90	83
<i>Rosa canina</i>	121	2.60	61
<i>Rubus ulmifolius</i>	118	2.60	39
<i>Crataegus monogyna</i>	98	2.10	74
<i>Lonicera xylosteum</i>	12	0.30	9
<i>Euonymus europaeus</i>	8	0.20	26
<i>Sorbus aria</i>	7	0.20	13
<i>Ilex aquifolium</i>	5	0.10	17
<i>Sorbus aucuparia</i>	4	0.09	9
<i>Prunus avium</i>	3	0.07	9
<i>Lonicera periclymenum</i>	3	0.05	4
<i>Salix caprea</i>	2	0.04	4
<i>Ligustrum vulgare</i>	1	0.02	4
<i>Amelanchier ovalis</i>	1	0.02	4

^a percent of stems of each species with respect to the total.

^b percent of all 24 transects in which a species occurred.

Woody colonization of the revegetated mines was dominated by two shrubby species: *Cytisus scoparius* and, to a lesser degree, *Genista florida*, which accounted for 85% of all colonizing individual stems (67 and 18%, respectively), and both with a frequency of occurrence of 100% (Table 4.1). The next most abundant species was the tree *Quercus petraea*, which accounted for 7% of all colonizing

individual stems with a high frequency of occurrence (83%). *Rosa canina*, *Rubus ulmifolius* and *Crataegus monogyna* accounted, all together, for 7% of total colonization, being the frequency of occurrence rather high for the two first species (61 y 74%, respectively), and lower for the third (39%). The rest of species colonizing the mines only accounted, as a whole, for 1% of all colonizing individual stems and with low frequencies of occurrence.

Species composition as a function of the adjacent forest

The forest edge adjacent to the mine sites was composed of a canopy (stems ≥ 10 cm dbh), an understory (stems ≥ 2 m height and < 10 cm dbh) and a high shrub layer (0.6–2 m height) dominated by *Q. petraea*; *C. monogyna*, *R. canina* and *G. florida* were the main accompanying species in the understory, and *R. canina*, *L. vulgare*, *E. arborea* and *R. ulmifolius* in the high shrub layer (Table 4.2). Also below, the percentage of stems of *Q. petraea* is important, but getting closer to those of other shrubby species, such as *R. canina* or *C. scoparius*, and with several accompanying species.

Table 4.2. Composition and structure of forest edge (here define as the outermost 11 m of the forest) adjacent to the mine sites, based on seventy-two 2x2 m plots sampled along transects into the forest.

Species	Total number of stems	Colonization (%)^a
<i>Quercus</i> sp.	2259	60.9
<i>Rosa canina</i>	400	10.8
<i>Ligustrum vulgare</i>	185	4.99
<i>Erica arborea</i>	178	4.8
<i>Crataegus monogyna</i>	164	4.4
<i>Rubus ulmifolius</i>	149	4.0
<i>Cytisus scoparius</i>	129	3.5
<i>Euonymus europaeus</i>	61	1.7
<i>Genista florida</i>	60	1.6
<i>Vaccinium myrtillus</i>	38	1.0
<i>Ilex aquifolium</i>	23	0.6
<i>Malus sylvestris</i>	23	0.6
<i>Prunus spinosa</i>	19	0.5
<i>Sorbus aria</i>	9	0.2
<i>Lonicera xylosteum</i>	8	0.2
<i>Viburnum lantana</i>	2	0.05
<i>Lonicera periclymenum</i>	1	0.03
Total	3708	100

^a percent of stems of each species with respect to the total.

Curiously, the most abundant species in the forest edge (*Q. petraea*; 61% of all individual stems) was not the most active colonizer species of the mines, where it only accounted for 7% of all colonizing individual stems (see Table 4.1). On the contrary, other species, such as *C. scoparius* and *G. florida*, not specially abundant in the forest edge (4 and 2% of all the individual stems in the forest edge, respectively), were the most active colonizers of the mines (67 and 18% of all colonizing individual stems in the mines, respectively; see Table 4.1). This fact can explain why there was no apparent correlation between the abundance of colonizer species in the forest edge and their abundance in the mines, neither for any species in particular or for all the species all together (Table 4.3). Therefore, species composition of the adjacent forest edge was not a good predictor of colonization of the mines.

Table 4.3. Correlation between abundance of species colonizing mines and their abundance in the adjacent forest edge.

Species	r ⁽¹⁾	p
<i>Cytisus scoparius</i>	7,56 10 ⁻³	0,97
<i>Genista florida</i>	7,10 10 ⁻²	0,75
<i>Quercus petraea</i>	0,27	0,21
<i>Rosa canina</i>	0,03	0,66
<i>Rubus ulmifolius</i>	0,17	0,43
<i>Crataegus monogyna</i>	0,10	0,89
All species together	0,09	0,70

⁽¹⁾ Coefficients of correlation (r), comparing stem density on the mine part of each transect with stem density in its adjacent 11m of forest edge, are given for the six more abundant colonizing woody species on 24 transects. df=22 (n-2).

Influence of the distance

Intensity of woody colonization in the mines decreased logarithmically with distance from the forest boundary (Figure 4.1). Forty-one percent of all colonizing individual stems were within 13 m from the forest edge. *Quercus petraea* showed the most extreme pattern with 94% of the stems within 5 m from the boundary. *R. canina*, *R. ulmifolius* and *C. monogyna* were particularly restricted to near the forest edge, e.g., 60% of all their stems were within 9 m from the boundary, although scattered individuals especially of the two first species were present beyond 9 m from the boundary. Overall colonization beyond 9-13 m from the boundary was predominantly by *C. scoparius* and *G. florida*. Colonization of *C. scoparius* increased up to 13 m from the boundary to decrease from there

on, although patches of this species were particularly common between 20 and 45 m from the boundary. Also patches of *G. florida* were common between 13-50 m from the boundary.

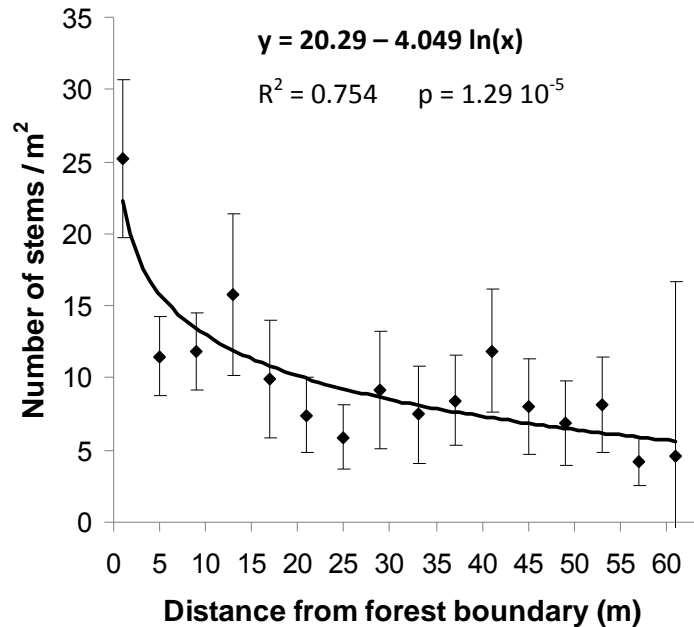


Figure 4.1. Woody colonization intensity (mean value \pm SE; $n = 24$) according to the distance from the forest edge, and the best model fitted.

Effect of the boundary form

Woody colonization intensity differed depending on the boundary form between the mine sites and the adjacent forest and showed a decreasing logarithmic trend (Figure 4.2) with the initial colonization decrease shaper in the first 5 m from the forest edge, especially for convex boundary; colonization intensity was the highest in concave shapes, the lowest in convexities and intermediate in straight boundaries, i.e. transects from concave forest boundaries had 2.3 and 1.6 times as many colonizing stems as those from convex and straight boundaries, respectively. In addition, colonization by woody plants adjacent to the three types of forest boundaries extended the entire length of the mine transects (63 m). However, colonization intensity next to concave boundaries was higher at longer distances, whereas colonization dropped rapidly next to convex boundaries and was rare beyond 17 m from the boundary; again colonization next to straight boundaries showed an intermediate position, although the decreasing trend as distance to the forest edge increase only was probably significant ($p < 0.1$).

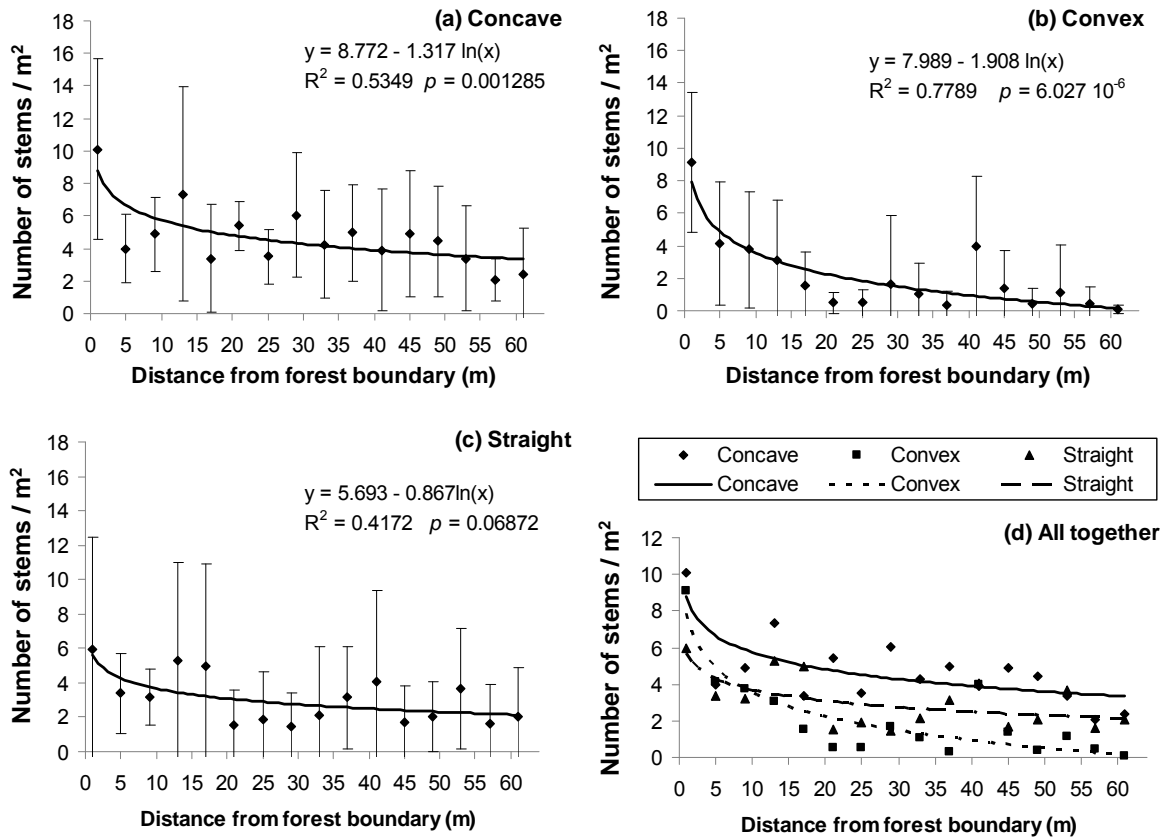


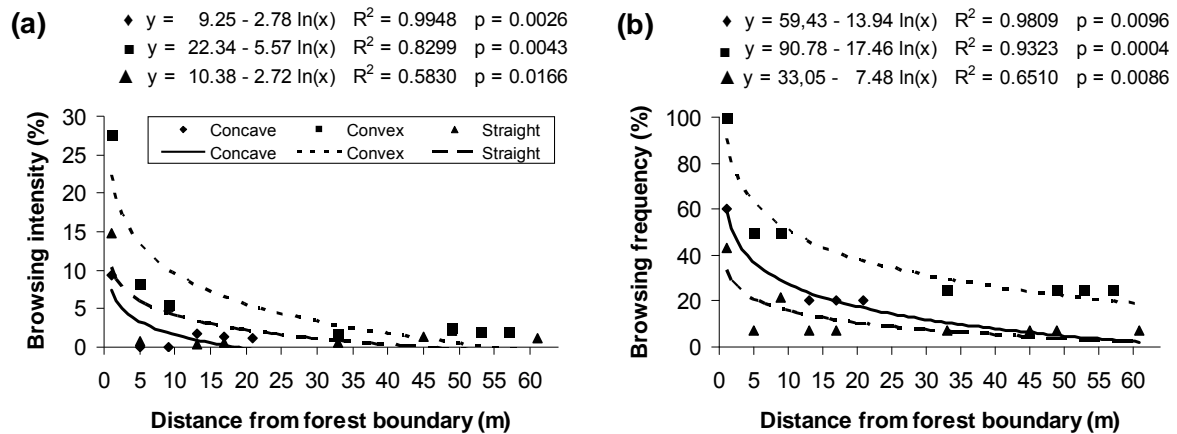
Figure 4.2. Expression of the best adjustment for woody colonization intensity with distance from the forest boundary, as well as mean±SE (n=24), for concave (a), convex (b) and straight (c) boundaries, and comparison for all together (d).

Influence of browsing

Only 3% of all the individual stems colonizing the mines were browsed by the herbivores present in the area, including wildlife and livestock. *C. scoparius* and *Q. petraea* were by far the most utilized species, accounting both together for 95% of all browsed stems (28 and 67%, respectively). Thirty-three percent of the sessile oak colonizing stems were browsed. The rest of the individual stems affected by browsing (5%) belonged to *C. monogyna*.

Overall browsing intensity (percent of browsed stems with respect to the total of colonizing stems) decreased significantly with distance from the forest boundary. Particularly, 76% of browsed colonizing stems were within the first 9 m from the forest edge, and evidences of browsing were considerably reduced beyond 21 m from the boundary. Moreover, browsing intensity, though variable, was significantly greater adjacent to convex boundaries than next to other boundary forms (Figure 4.3a). Also browsing frequency (proportion of plots with browsed stems present) dropped in a negative exponential fashion from 100% adjacent to the convex forest boundaries to around 20%

away from the forest. A similar decrease in browsing frequency is suggested for straight and concave boundaries (Figure 4.3b), although is not significant in the later one.



1

Figure 4.3. Expression of the best adjustment for: **(a)** browsing intensity (percent of browsed stems with respect to the total of colonizing stems) and **(b)** browsing frequency (proportion of plots with browsed stems present) in the three types of boundary forms.

Discussion

Woody colonization of the mines as a function of the adjacent forest

Fifteen years after coal-mine reclamation in Northern Spain, the natural woody colonization of the mine sites by species from the adjacent forest was poor in the number of species (12 species), in contrast to the 24 colonizing woody species found by Hardt & Forman (1989) in 10 year-old reclaimed coal mines at eastern USA. Moreover, only six of the woody colonizers accounted for more than 2% of all colonizing stems (*Cytisus scoparius*, *Genista florida*, *Quercus petraea*, *Rosa canina*, *Rubus ulmifolius* and *Crataegus monogyna*). Woody colonization of reclaimed mines was dominated by *Cytisus scoparius* and *Genista florida*, two legume shrub species not specially abundant in the forest edge, whereas the most abundant species in the forest edge, *Q. petraea*, was the third most active colonizer of the mine. As expected, species composition and abundance in the forest edge is a poor predictor of the colonization composition and intensity, accordingly with Hardt & Forman (1989) findings.

Woody colonization shortage in the mine sites under study could be explained, in part, by the intrinsic characteristics of the potential colonizer species (dispersion mode, tolerance to environmental stress), but also by the particular properties of the mine soils, especially with respect to their nutritional deficiencies (Milder *et al.* 2013), barely depth and very low water holding capacity

(López-Marcos 2012). In addition, success in the colonizing species establishment greatly depends on a good germination and on the pre-reproductive mortality (Cruz-Padilla 1993) that, at the same time, are strongly conditioned by abiotic factors variability (Williams-Linera 1990; Cano *et al.* 2002). Therefore, it is possible that the species that are active colonizers of the mines have broad niches, due to their tolerance to different light regimes and because they occupy disturbed habitats with variable and changing environments (Martínez-Ruiz & Marss 2007; Martín-Sanz *et al.* 2015).

C. scoparius and *Genista florida* are two Mediterranean species, well adapted to stressful environments (Milder *et al.* 2013), which actively colonize coal mines in Northern Spain (Alday *et al.* 2014; Torroba *et al.* 2015), probably because of their ballistic form of dispersion, i.e. explosive dehiscence (Hoshovsky 1986; Malo 2004), and being long-distance dispersed by a wide range of wild herbivores (ants, Moreno-Marcos *et al.* 1992; birds, Hoshovsky 1986; mammals, Malo & Suárez 1995) and livestock (Osoro *et al.* 2000). *Genista florida* showed also vegetative reproduction in the study area (Gómez-Fraile 2009), which has been considered the most successful means of colonization in reclaimed mines of Germany (Bauer 1973) and USA (Hardt & Forman 1989). In turn, the massive spread of *C. scoparius* colonising open areas has been closely linked to specific traits of invasive species such as a production of high amounts of seeds forming a long lasting seed bank (Peterson & Prasard 1998), a capacity to establish in areas immediately after a disturbance and fast initial growth (Fogarty & Facelli 1999).

Difficulties in colonizing the mine area for species that are forest specialists, as *Q. petraea*, could be explained by lower phenotypic plasticity to light and lower acclimation potential to increasing light which is associated to late successional species (Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2008). In particular, *Q. petraea* is a typical Eurosiberian species adapted to wet and cold locations where resources are abundant, but it endures badly stressful conditions such as high radiation, water deficit or above-ground disturbances (Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2008). In the study area, *Q. petraea* is at its southernmost distribution limit (do Amaral Franco 1990), which could also contribute to its relatively narrower wide niche in comparison with most active colonizer shrub species. Moreover, the natural establishment of *Quercus* acorns on Mediterranean mine sites it is a complex process limited by ecological filters, such as: (i) migration barrier produced by seed dispersal mechanisms (i.e. barochory and zoochory; Müller *et al.* 2007; Gómez *et al.* 2003, 2008), (ii) summer drought being increased in reclaimed mined sites by a lack of soil structure such as in forest systems (Alday *et al.* 2012) and (iii) herbivory which can occur through trampling and browsing by livestock and wild ungulates (Torroba-Balmori *et al.* 2015). This ecological filters determined that 94% of the *Quercus* seedlings colonizing the mines under study were found in the first 5 m from the forest edge, probably by its primary mechanism dispersion (i.e. barochory), whereas beyond 5 m from the forest edge,

seedling arrival was mainly due to a secondary dispersal mechanism by animals (i.e. zoochory). Moreover, most *Q. petraea* seedlings in the mine area were located under the influence of the two main shrubby colonizers (*Cytisus scoparius* and *Genista florida*), suggesting that even if acorns overcome the dispersal barrier, they have to reach inside the mine suitable microsites under shrubs for an effective germination and growth (Jordano *et al.* 2002; Alday *et al.* 2015).

Finally, although the abundance of *Q. petraea* in the mine was lower than in the forest edge, represents a density of 2,083 ind/ha if we consider the whole sampled mine-surface, and of 11,111 ind/ha if we consider that most *Q. petraea* seedlings were concentrated in the first 14 m from the forest edge. This latter estimated density is near or even above of >7,000-15,000 seedlings per hectare, recommended as minimum initial stocking to provided a total of at least 250 potential crop oaks of reasonable stem quality and acceptable crown form in Germany (Burschel & Huss 2003). Therefore, such a density would probably be enough to ensure natural regeneration of *Q. petraea* in reclaimed coal mines in Northern Spain, whenever they establish under shrub protection (Alday *et al.* 2014, 2015).

Influence of the distance

Natural woody colonization of the mine sites was concentrated in the proximity of the forest (the first 13 m from the forest edge), and decreased logarithmically as distance from the forest boundary increased; a similar pattern was found in surface coal mines under other environmental conditions (Hardt & Forman 1989). Probably, certain properties of ecotones such as higher relative humidity than in nearby open areas, higher diversity and richness of edaphic fauna, higher biological activity that as a consequence generates a higher decomposition rate of organic matter, higher soil formation and stabilization rate, etc. (Jordana & Arbea 1987), which produces an increment in biomass and shrub density in the forest edge (Jordana *et al.* 1996), can explain this trend. However, there were also great differences in the colonization pattern of main woody species, and in turn in floristic composition, according to the spatial distance from the forest boundary (see also Milder *et al.* 2013). Although, the colonization pattern of woody species might be affected by fine-scale variations in abiotic factors (such as the increase in pH, P, light, and the decrease in K, N, C/N, organic matter and soil moisture, along the studied forest-restored mine gradient; see Milder *et al.* 2013), their dispersal mechanisms probably had a major influence (Hardt & Forman 1989; Müller *et al.* 2007; Matínez-Ruiz & Marrs 2007). As mentioned before, barochory can explain why most *Q. petraea* seedlings were in the mines within the first 5 m from the forest boundary, whereas zoochory can allow seedling arrival further away. Moreover, the dense cover of *C. scoparius* and *G. florida* near the

forest boundary, probably due to their ballistic form of dispersion, and the long-distance patches of both species, probably due to zoochory, can provide favourable microsites to *Q. petraea* seedling establishment (facilitation processes) at different distances from the forest boundary. The higher biomass and shrub density in mine areas near the forest edge can also act as perches favouring seed deposition from birds (Carlo *et al.* 2013), allowing the seed dispersion of *R. canina*, *R. ulmifolius* and *C. monogyna* and thus the presence of scattered individuals of the three species beyond 9 m from the forest boundary.

Effect of the boundary form

The striking pattern of colonization found in this study, depending on the boundary form between the mine sites and the adjacent forest, and that particularly opposites concave vs. convex boundaries is consistent with Hardt & Forman's (1989) findings. In order to explain these strikingly different colonization patterns many causes have been hypothesized (see Hardt & Forman 1989). Probably the hypothesis that microenvironmental conditions on the mine differed because of different amounts of forest in proximity is of primary consideration (Forman 1995): microclimatic conditions are supposed ameliorated in concavities that are less exposed, whereas convexities are exposed on three sides to the surrounding matrix. As a result, concave and convex edges might have different floristic composition (Hardt & Forman 1989). In this study we found evidences of this, since more variety of colonizing species were found near concave boundaries, and particularly *Euonymus europaeus*, *Ligustrum vulgare* and *Sorbus aucuparia* only colonized the mine sites near concavities. Colonization intensity of other species (*Cytisus scoparius*, *Crataegus monogyna* and *Rubus ulmifolius*) was higher near concaves boundaries than near convexities. In addition, *Q. petraea* colonization was mostly concentrated at the edge close to convex boundaries, whereas colonization reached longer distance into the grassland in concave transects.

On the other hand, environmental factors could be expressed indirectly through other hypotheses such as immigration (propagule dispersal type, dispersal distance and stem establishment) and herbivory on colonizing stems (Hardt & Forman 1989). Concave edges could be considered soft edges (*sensu* López-Barrera *et al.* 2007) that are characterised by a sucesional transition of dense vegetation (shrubs, tree saplings and tall herbs) that gradually decline in height between the edge and the grassland. Greater permeability along sites with softer edges is expected (López-Barrera *et al.* 2007) and thus concavities become areas with higher exchange rates due to colonization processes (Forman 1995). In this sense, López-Barrera *et al.* (2007) found that soft edges act as a permeable membrane to small mammals, increasing the probability of oak invasion into the

abandoned grasslands and perhaps accelerating secondary plant succession, whereas along hard edges, such as convexities, the lower seed removal reflect a tendency of acorn predators to avoid open areas near hard edges that are associated with higher predation risk. These findings are in agreement with our results in relation with the different colonization pattern of *Q. petraea* along concave and convex boundaries mentioned above. Moreover, woody colonization in the concavities generates a higher stem density which provides new browse and new cover for herbivores (Hardt & Forman 1989), and the colonizing woody plants serve as attractants to frugivorous birds that are seed dispersers, which can lead to a high density of the new colonizing woody plants (Carlo *et al.* 2013). The role of herbivory on colonizing stems, as an explanatory cause of the colonization pattern opposite concave and convex boundaries, is discussed below in this section.

Influence of browsing

Browsing intensity and frequency were concentrated along the edge of the mine sites as we hypothesized (see Hardt & Forman 1989), and decreased logarithmically as distance to the forest edge increased. These results are consistent with Schmitz (2005), who found that in large clear-cuts herbivores tend to forage near the perimeter of the harvested area, despite the high nutritional value of browse in the open, because feeding in the middle of such large openings require that herbivores move long distances away from the escape cover afforded by the intact forest stands surrounding the clear-cut (Rothley 2002).

However, the higher browsing intensity and frequency occurred near convex edges and not near concave edges, contrary to found by Hardt & Forman (1989) based on the hypothesis that herbivores prefer concavities due to the coverage of the adjacent forest which generates a favourable microclimate and predator avoidance (Forman 1995). This conflicting pattern can be explained taking into account that most of browsed stems into the mine were those of *Q. petraea*, and that *Q. petraea* is mostly concentrated at the edge close to convex boundaries where the density of *Cytisus scoparius* was lower and thus its protective role against herbivory on oak seedling. In conclusion, herbivory doesn't seem to be an explanatory cause of the colonization pattern opposite concave and convex boundaries in the study area.

On the other hand, *Q. petraea* was the larger browsed species even though *C. scoparius* was the most abundant in the mine sites. This result suggests that herbivores have a preference for some woody species, especially those with soft leaves (Ammar *et al.* 2004), and these species are the most affected by browsing regardless of their abundance. Kramer *et al.* (2006) found that *Quercus* spp. are the most palatable species among the deciduous species; therefore, spatial association with

unpalatable plants that offer protection against herbivory might be a key mechanism for oak regeneration (Bobiec *et al.* 2011). In this sense, cattle reject *Genista florida*, probably because it is considered non-palatable and even of some toxicity to ungulates (Osoro *et al.* 2000; Ammar *et al.* 2004), and horses mainly graze herbaceous species (Osoro *et al.* 2000).

Conclusions and management implications

We conclude that only a few woody species coming from the forest edge are active colonizers of the coal mines in Northern Spain fifteen years after reclamation. Moreover, woody colonization intensity decreases as distance to the forest edge increases, with higher colonization occurring in concave edges, lower in convex edges and intermediate in straight edges. These conspicuously different colonization patterns appear to be primarily the result of the immigration process, described before, interacting directly with the forest-mine boundary form as a spatial characteristic that significantly affects several other variables (i.e. microclimate, adjacent cover for herbivores and source of propagules); herbivory per se doesn't seem to be a major explanatory factor.

In summary, mine areas by concavities experienced more colonization than those by straight boundaries or convexities. Fifteen years after revegetation, concavities had dense patches of *Cytisus scoparius* with a scattered overstory of *Genista florida*, which might act as nurse shrubs facilitating the establishment of *Q. petraea* acorns in mine areas. Therefore, edge characteristics have a strong potential to be used in the restoration procedures of native forest, in mined areas and other degraded areas, based on natural processes. Planting shrubs along the forest edge to produce concavities, and accentuate those less marked, could favour forest expansion towards the mine area.

Acknowledgements

We thank the mining company 'UMINSA.' for their permission to work at this Palencia coal-mine, monitoring their revegetation works, and Jesús Gómez Riesco for fieldwork assistance. This study was partially supported by the Projects 18I-QCB from 'CajaCírculo' Foundation and VA042A10-2 from 'Junta de Castilla y León' to C. Martínez-Ruiz, and the 'Programa I: Programa de financiación de grupos de investigación' from the Salamanca University to B. Fernández-Santos.

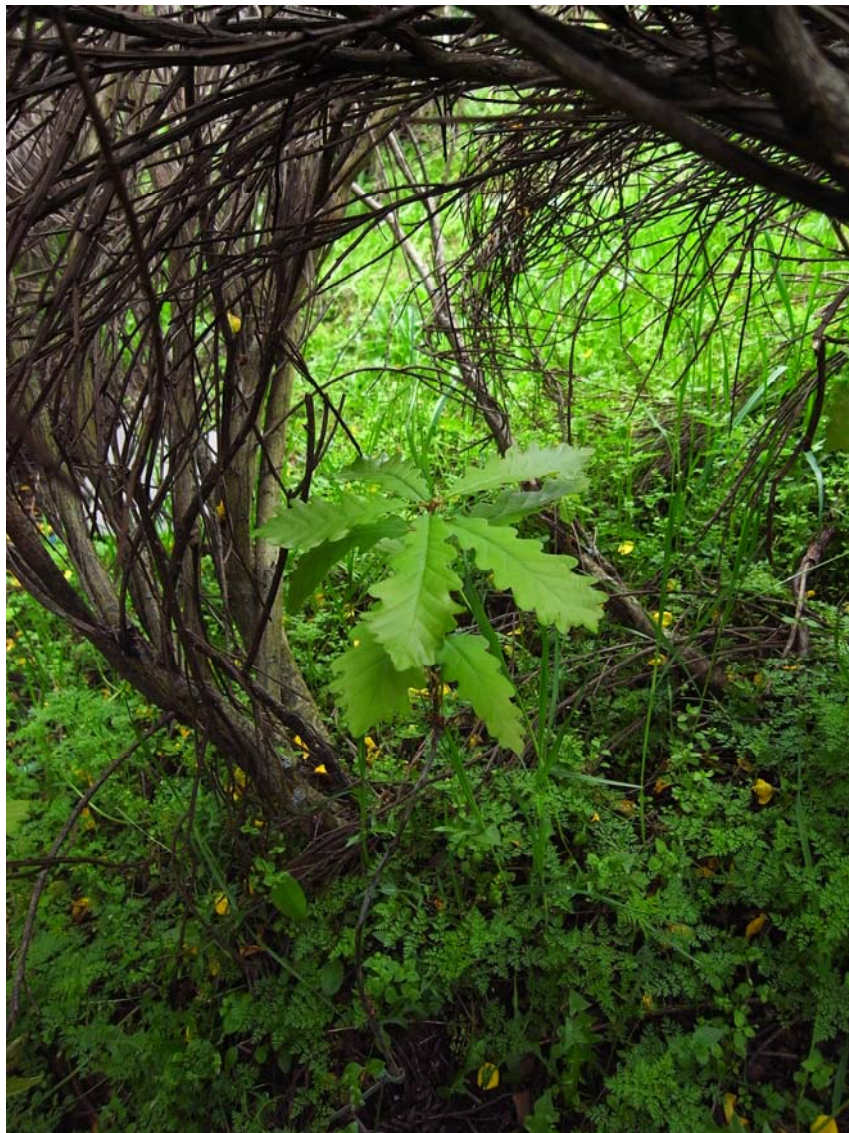
References

- Alday, J.G., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2012. Soil and vegetation development during early succession on restored coal wastes: a six-year permanent plot study. **Plant and Soil**, 353: 305-320.
- Alday, J.G., Santana, V.M., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2014. Shrub-induced understory vegetation changes in reclaimed mine sites. **Ecological Engineering**, 73: 691-698.
- Alday, J.G., Zaldivar, P., Torroba-Balmori, P., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Natural forest expansion on reclaimed coal mines in Northern Spain: the role of native shrubs as suitable microsites. **Environmental Science and Pollution Research**, doi: 10.1007/s11356-015-5681-2.
- Ammar, H., López, S., González, J.S. & Ranilla, M.J. 2004. Seasonal variations in the chemical composition and in vitro digestibility of some Spanish leguminous shrub species. **Animal Feed Science and Technology**, 115: 327-340.
- Bauer, H.J. 1973. Ten years' studies of biocenological succession in the excavated mines in the Cologne district, pp 271-284. In: Hutnik, R.J. & Davis, G. (eds.), **Ecology and reclamation of devastated land**. Gordon and Breach, New York.
- Bobiec, A., Kuijper, D.P.J., Niklasson, M., Romankiewicz, A. & Solecka, K. 2011. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration in early successional woodlands grazed by wild ungulates in the absence of livestock. **Forest Ecology and Management**, 262: 780-790.
- Burschel, P. & Huss, J. 2003. **Grundriß des Waldbaus**. Parey, Berlin.
- Cadenasso, M.L & Pickett, S.T.A. 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. **Journal of Ecology**, 88: 31-44.
- Cadenasso, M.L. & Pickett, S.T.A. 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. **Conservation Biology**, 15: 91-97.
- Cano, A., Navia, R., Amezaga, I. & Montalvo, J. 2002. Local topoclimate effect on short-term cutslope reclamation success. **Ecological Engineering**, 18: 489-498.
- Carlo, T.A., García, D., Martínez, D. & Morales, J.M. 2013. Where do seeds go when they go far? Integrating distance and directionality of avian seed dispersal in heterogeneous landscapes. **Ecology**, 94: 301-307.
- Cruz-Padilla, M. 1993. **Estudio ecogenético de poblaciones vegetales en medios alterados: minería de carbón**. PhD Dissertation, University of León.
- do Amaral Franco, J. 1990. *Quercus* L., pp 15-36. In: Castro, S. *et al.* (eds.), **Flora ibérica**, 2. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Fogarty, G., Facelli, J.M. 1999. Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs. **Plant Ecology**, 144: 27-35.
- Forman, R.T.T. 1986. Emerging directions in landscape ecology and applications in natural resource management, pp 1: 59-88. In: Herrmann, R. & Bostedt-Craig, T. (eds.), **Proceedings of the Conference on Science in the National Parks**. US National Park Service and the George Wright Society, Fort Collins, Colorado.
- Forman, R.T.T. 1995. **Land mosaics: the ecology of landscape and regions**. Cambridge, UK.
- Forman, R.T.T. & Godron, M. 1986. **Landscape Ecology**. John Wiley & Sons, New York.
- Forman, R.T.T. & Moore, P.N. 1992. Theoretical foundations for understanding boundaries. In: Hansen, A.J. & di Castri, F. (eds.), **Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows**. Springer-Verlag, Nueva York.
- Gómez, J.M., García, D. & Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. **Forest Ecology and Management**, 180: 125-134.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C. & Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. **Oecologia**, 155: 529-537.

- Gómez-Fraile, B., Milder, A.I., Martínez-Ruiz, C. & Fernández-Santos, B. 2009. Estrategias de propagación de tres especies leñosas colonizadoras de estériles de carbón: *Quercus petraea*, *Cytisus scoparius*, *Genista florida*. In: **Libro de resúmenes del IX Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre (A.E.E.T.)**. University of Jaen, Úbeda, 18-22 October 2009.
- Hardt, R.A. & Forman, R.T.T. 1989. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. **Ecology**, 70: 1252-1260.
- Hoshovsky, M. 1986. **Element Stewardship Abstract for *Cytisus scoparius* and *Genista monspessilanus*. Scotch Broom, French Broom**. The Nature Conservancy. Arlington.
- Jordana, R., Arbea, J.I. 1987. Effects of reforestation by conifers in natural biotopes of middle and south Navarra (northern Spain). **Revue Suisse de Zoologie**, 94: 491-502.
- Jordana, R., Ariño, A.H., Moraza, M.L., Hernández, M.A., Armendáriz, I., Imaz, A. & Belascoain, C. 1996. **Biodiversity of ecotone pine forest-mediterranean shrubland as a tool against erosion in mediterranean areas**. European Commission, DG XII-D. Contract Ev Sv CT 94-0485.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T. & Arroyo, J. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. **Ecosistemas**, 1: 1-10.
- Kramer, K., Groot Bruinderink, G.W.T.A. & Prins, H.H.T. 2006. Spatial interactions between ungulate herbivory and forest management. **Forest Ecology and Management**, 226: 238-247.
- López-Barrera, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. **Ecosistemas**, 1:55-68. (URL: www.aeet.org/ecosistemas/041/revision1.htm).
- López-Barrera, F., Manson, R.H., González-Espinosa, M. & Newton, A. 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. **Landscape Ecology**, 22: 189-203.
- López-Barrera, F., Newton, A.C. & Manson, R.H. 2005. Edge effects in a tropical montans forest mosaic: experimental tests of post-dispersal acorn removal. **Ecological Restoration**, 20: 31-40.
- López-Marcos, D. 2012. **Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España**. MSc Dissertation, Valladolid University and IUGFS.
- Malo, J.E. 2004. Potential ballistic dispersal of *Cytisus scoparius* (Fabaceae) seeds. **Australian Journal of Botany**, 52: 653-658.
- Malo, J.E. & Suárez, F. 1995. Herbivorous mammals as seed disperser in Mediterrean dehesa. **American Naturalist**, 123: 338-353.
- MAPA (1991). **Caracterización agroclimática de la provincia de Palencia**. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.
- Martínez-Ruiz, C. & Marrs, R.H. 2007. Some factors affecting successional change on uranium mine wastes: Insights for ecological restoration. **Applied Vegetation Science**, 10: 333-342.
- Martín-Sanz, R.C., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Early dynamics of natural revegetation on roadcuts of the Salamanca province (CW Spain). **Ecological Engineering**, 75: 223-231.
- Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Colonization patterns of woody species on lands mined for coal in Spain: preliminary insight for forest expansion. **Land Degradation and Development**, 24: 39-46.
- Moreno-Marco,s G., Gómez-Gutiérrez, J.M. & Fernández-Santos, B. 1992. Primary dispersal of *Cytisus multiflorus* seeds. **Pinineos**, 140: 75-88.
- Müller, S.C., Overbeck, G.E., Pfadenhauer, J. & Pillar, V.D. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. **Plant Ecology**, 189: 1-14.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, 10: 58-62.
- Osoro, K., Celaya, R., Martínez, A. & Zorita, E. 2000. Pastoreo de las comunidades vegetales de montaña por rumiantes domésticos: producción animal y dinámica vegetal. **Pastos**, XXX(1): 3-50.

- Peterson, D.J. & Prasard, R. 1998. The biology of Canadian weeds. 109. *Cytisus scoparius* (L.) Link. **Canadian Journal of Plant Science**, 78: 497-504.
- Prach, K. & Hobbs, R.J. 2008 Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. **Restoration Ecology**, 16: 363-366.
- Prach, K., Walker, L.R. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. **Trends in Ecology and Evolution**, 26: 119-123.
- R Development Core Team 2011. **R: a language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL: <http://www.r-project.org>.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J. & Sisk, T.D. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models and variability explained. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, 35: 491-522.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Pardos, J.A., Gil, L., Reich, P.B. & Aranda, I. 2008. Light response in seedlings of a temperate (*Quercus petraea*) and a sub-Mediterranean species (*Quercus pyrenaica*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. **Plant Ecology**, 195: 273-285.
- Rothley, K.D. 2002. Use of multiobjective optimization models to examine behavioural trade-offs of white-tailed deer habitat use forest harvesting experiments. **Canadian Journal of Forest Research**, 32: 1275-1284.
- Schmitz, O.J. 2005. Scaling from plot experiments to landscapes: studying grasshoppers to inform forest ecosystem management. **Oecologia**, 145: 225-234.
- Stamps, J.A., Buechner, M. & Krishnan, V.V. 1987. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. **American Naturalist**, 129: 533-552.
- Torroba-Balmori, P., Zaldívar, P., Alday, J.G., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Recovering *Quercus* species on reclaimed coal wastes using native shrubs as restoration nurse plants. **Ecological Engineering**, 77: 146-153.
- Tutin, G.T., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (eds) 1964-1980. **Flora Europaea**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. **Journal of Ecology**, 78: 356-373.

Capítulo 5



Capítulo 5

Regeneración natural de *Quercus petraea* en minas de carbón restauradas: papel de los matorrales nativos como plantas nodriza

Resumen

La caracterización de micrositios adecuados para el establecimiento y desarrollo de las plántulas de árboles es clave para la restauración de bosques autóctonos mediante procesos naturales en zonas degradadas. Para ello, se ha evaluado la expansión natural del bosque de *Quercus petraea* en un antiguo hueco minero, restaurado 17 años antes del muestreo en 2007, bajo condiciones climáticas submediterráneas, en el norte de España. Se han inventariado parcelas de 2x2 m en tres ambientes contrastados a lo largo del gradiente que va del bosque adyacente al centro de la mina (bosque sin alteraciones, borde de mina y centro de mina), tomando nota del número de plantas de roble y cobertura de matorral por parcela, así como de diferentes parámetros para valorar la influencia del matorral sobre cada individuo, signos de herbivoría y especie facilitadora. Se ha observado que la densidad de plántulas disminuye notablemente desde el bosque inalterado hacia el centro de la mina. La mayoría de las plantas de roble se localizan en los enclaves con altas coberturas de matorral en ambos ambientes de mina (sobre todo en el ambiente de mina más alejado del bosque), al contrario de lo que ocurre en el bosque. Existe un efecto positivo de los arbustos en el establecimiento de plántulas de *Q. petraea* en ambos ambientes de mina, que se incrementa a medida que el ambiente se vuelve más estresante (desde el borde de la mina al centro de la misma), y se debe a las distintas características estructurales de los matorrales en cada ambiente. La especie de matorral bajo la que se localizan la mayoría de los robles en los ambientes de mina es *Genista florida*, que parece tener además un efecto protector frente a grandes herbívoros. Finalmente, el efecto positivo de los matorrales autóctonos sobre las plántulas de roble, demostrado en este estudio, apoya la idea de usar los matorrales como especies ingenieras de los ecosistemas, contribuyendo a incrementar la heterogeneidad micro-ambiental en las minas y, con ello, el establecimiento de especies sucesionales tardías del género *Quercus*.

Palabras clave: gradiente bosque-mina; clima sub-mediterráneo; herbivoría, facilitación; minería a cielo abierto; roble albar; expansión del bosque.

Introducción

La minería a cielo abierto es una actividad industrial que ha alterado extensas áreas en numerosos países (Bradshaw & Chadwick 1980; Burrows 1984; Cooke & Johnson 2002); en concreto en la zona norte de Palencia y de León ha afectado a unas 5.000 ha (Alday *et al.* 2011a). En las minas de carbón restauradas en el norte de Palencia se ha comprobado que con el tiempo, el desarrollo de la vegetación herbácea se acompaña, con mucha frecuencia, de un incremento en la colonización y densidad de los matorrales autóctonos (Alday *et al.* 2011b, c). Este aspecto es de gran importancia puesto que diversos estudios demuestran que los matorrales autóctonos pueden facilitar y acelerar los procesos de sucesión (Pugnaire & Lázaro 2000; Callaway *et al.* 2002; Jordano *et al.* 2002; Alday *et al.* 2014). Algunos de estos matorrales pioneros pueden ejercer un efecto facilitador, acelerando los procesos de colonización de otras especies leñosas (arbusivas o arbóreas) ya que modifican las condiciones microclimáticas bajo su cubierta (Moro *et al.* 1997a, b), al disminuir el estrés hídrico debido a la modificación de la radiación incidente y a cambios en la iluminación y en la temperatura del aire y suelo. Además, ofrecen protección frente a los herbívoros, los cuales pueden limitar el reclutamiento de nuevos individuos impidiendo la regeneración y expansión de las poblaciones (Pugnaire 2001; Zamora *et al.* 2001; Gómez *et al.* 2003). Como resultado de estas interacciones positivas se produce un aumento de la diversidad, producción y cobertura vegetales (Gutiérrez & Squeo 2004; Echavarría 2008), y se favorece la regeneración de algunas especies forestales que, de otro modo, en algunos hábitats y periodos de tiempo resultaría improbable (Kitzberg *et al.* 2000; Torroba-Balmori *et al.* 2015; Milder *et al.* 2015).

Diversos estudios (Pugnaire *et al.* 1996a, b; Moro *et al.* 1997a, b; Castro *et al.* 2002; Jordano *et al.* 2002) han puesto de manifiesto la importancia del papel de la facilitación en la dinámica de las comunidades de plantas en general, y en particular en ambientes duros como son los desiertos, zonas árticas, alpinas o tundras, así como también en marismas. En muchas ocasiones, se observa una tendencia a que las interacciones positivas sean más importantes al aumentar la severidad ambiental (Brooker *et al.* 2008). Por eso los efectos positivos se han estudiado y observado con más frecuencia en zonas de clima árido o semiárido, tanto de la Península Ibérica como de otras partes del mundo, puesto que las interacciones positivas (facilitación) tienden a ser más importantes que las negativas (competencia) en comunidades vegetales sujetas a un elevado estrés hídrico o a una alta presión por herbívoros (Greenlee & Callaway 1996; Callaway 1997; Brooker & Callaghan 1998; Callaway *et al.* 2002), de acuerdo con la hipótesis del gradiente de estrés (SGH hypothesis) de Bertness & Callaway (1994). No obstante, esta hipótesis ha sido discutida y modulada más recientemente (Maestre *et al.* 2009), al observarse que en las condiciones más extremas vuelve a predominar la competencia frente a la facilitación, de modo que la relación entre facilitación y

estrés parece no ser lineal (a mayor estrés mayor facilitación) sino en forma de U (mayor facilitación en condiciones intermedias de estrés).

Por otro lado, se desconoce el resultado de las interacciones leñosa-leñosa (matorral-árbol) en otras zonas y ambientes de la Península con elevado estrés hídrico, bien por cuestiones climáticas, o bien por su grado de alteración por parte del hombre (suelos desestructurados con baja capacidad de retención de humedad y deficiencias nutricionales). En particular, son escasos los estudios que valoran el papel de la facilitación en la restauración de zonas altamente degradadas por actividades humanas, como pueden ser las zonas mineras de carbón a cielo abierto (Torroba-Balmori *et al.* 2015). La posibilidad de que los matorrales tengan también un efecto positivo en la incorporación de leñosas arbóreas en estos ambientes abre grandes perspectivas de cara a la regeneración forestal en dichas áreas. Por tanto, es necesario determinar en qué circunstancias las interacciones positivas cobran mayor importancia en relación con el gradiente ambiental de estrés, bien por la aridez del clima, bien por la escasa capacidad de los suelos para retener la humedad (como es el caso de los estériles de mina; López-Marcos *et al.* 2013), o bien por la deficiencia en nutrientes (como también es el caso de los estériles de mina; López-Marcos 2012).

Teniendo en cuenta, además, que las especies facilitadas con frecuencia se encuentran en el límite de su tolerancia ambiental (extremos de su nicho ecológico potencial), los mecanismos de facilitación podrían contribuir a la expansión de sus áreas de distribución, incrementando la diversidad biológica de la comunidad (Choler *et al.* 2001). En estas condiciones, la presencia de matorrales nodriza permite la supervivencia y favorece el crecimiento de las especies instaladas bajo las mismas, de manera que el número de individuos de estas especies habitualmente es mayor bajo la protección de dichas plantas nodriza (Castro *et al.* 2002; Torroba-Balmori *et al.* 2015; Alday *et al.* 2105). Este aspecto es especialmente interesante en el área de estudio (Guardo, norte de Palencia) ya que coincide con el límite sur del área de distribución de *Q. petraea* (do Amaral Franco 1990), cuyos bosques son de los más amenazados en nuestro país (Oria de Rueda 2003).

Por tanto, las leñosas subarbóreas pueden jugar un papel facilitador también para el establecimiento de otras leñosas y ser usadas en la restauración de zonas degradadas (Benayas & Camacho 2004). Es decir, en las minas restauradas la colonización de los matorrales generaría un microambiente bajo su cubierta, modificando la heterogeneidad espacial y temporal, lo que puede favorecer el establecimiento de las especies objetivo, correspondientes a etapas más avanzadas de la sucesión (como *Q. petraea* en este estudio). A pesar del reconocimiento de la importancia de las interacciones positivas en el funcionamiento del ecosistema (llevada a cabo por los matorrales), y de su papel en la restauración de ecosistemas degradados (Whisenant 1999; Pickett *et al.* 2001; Maestre

et al. 2003), pocos estudios han llevado a cabo experimentos que evalúen en condiciones reales su potencial para la reintroducción de especies de interés (Torroba-Balmori *et al.* 2015).

En este contexto, el objetivo general de este trabajo es describir y cuantificar la expansión natural de los bosques de *Q. petraea* en minas de carbón restauradas y valorar la influencia de los matorrales autóctonos en dicho proceso, así como caracterizar los micrositios favorables en el área minera para el establecimiento de las plántulas. Para ello se pretende: 1) valorar la influencia del ambiente, definido en función de la distancia al borde del bosque, en la densidad de individuos de *Quercus petraea*; 2) valorar la influencia de la cobertura de matorral en la densidad de plántulas de roble en los distintos ambientes identificados (bosque, mina próxima al bosque, y mina más alejada del bosque); 3) caracterizar los micrositios favorables para el establecimiento de las plántulas de roble en los ambientes de mina; 4) identificar las principales especies de matorral facilitadoras en los ambientes de mina; y 5) valorar el papel protector de los matorrales frente a los grandes herbívoros en los ambientes de mina.

Las hipótesis que se plantean son las siguientes: 1) el establecimiento de las plántulas de roble albar estará influenciado por los tres ambientes considerados (borde de bosque, mina próxima a bosque y mina más alejada del bosque), siendo menor en los ambientes más estresantes y alejados de la fuente de bellotas (ambientes de mina); 2) la localización de plántulas de *Q. petraea* en los ambientes de mina estará positivamente relacionada con la presencia de matorral (posible efecto nodriza); 3) el efecto positivo de los matorrales sobre el establecimiento de plántulas de *Q. petraea* será mayor en el ambiente que sufra mayor estrés hídrico, es decir hacia el centro del área minera, de acuerdo con la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness & Callaway (1994); 4) las especies de matorral con mayor efecto protector serán aquellas de mayor porte; y 5) el mayor efecto protector de los matorrales frente a grandes herbívoros se relacionará con su mayor cobertura.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un antiguo hueco minero de carbón restaurado, de 6 ha de superficie, situado en las inmediaciones de la villa de Guardo (noroeste de la provincia de Palencia), en la zona conocida como “El Sestil”, a una altitud de unos 1110 m y comprendido entre los 42º 47’ de latitud norte y los 4º 50’ de longitud oeste, respecto al Meridiano de Greenwich (Milder *et al.* 2008). El clima es Mediterráneo sub-húmedo (MAPA 1991), con 977 mm de precipitación media anual, concentrada en primavera y otoño, y una temperatura media anual de 9,3 °C (1971-2007 media de temperaturas y 1933-2007 media de precipitaciones; datos del observatorio meteorológico

de Guardo). La vegetación que rodea la mina consiste en bosques caducifolios dominados por *Quercus petraea* y algunos matorrales como *Cytisus scoparius* y *Genista florida* (Milder *et al.* 2013).

La mina fue restaurada por UMINSA (Unión Minera del Norte, S.A.) en 1990, tras el relleno del hueco minero con estériles procedentes de otras explotaciones de carbón cercanas hasta alcanzar la topografía original del terreno. Posteriormente se añadió una capa de suelo de unos 30 cm, enmendada con estiércol de ganado vacuno (30 t/ha) y fertilizante N:P:K (8:15:15, 150 kg/ha). Finalmente se hidrosebró, en otoño de 1990, con una mezcla comercial de gramíneas y leguminosas herbáceas (ver Capítulo 3; Milder *et al.* 2013). En el momento del muestreo (otoño de 2005), el área minera restaurada había sido colonizada por las herbáceas y leñosas arbustivas (principalmente *Cytisus scoparius* y *Genista florida*) asociadas al robledal de *Quercus petraea* que la rodea por tres flancos, y estaba siendo pastoreada por ciervos, vacas y caballos. El suelo minero es de textura franco-arcillosa, con pH de 6,5 y una profundidad efectiva de 10-15 cm (López-Marcos 2012). La pendiente del terreno desde el bosque circundante hacia la mina varía entre 18 y 30 °.

Muestreo

Inicialmente, se realizó un muestreo basado en el propuesto por Hardt & Forman (1989), aunque con algunas modificaciones. Se establecieron 23 transectos de 22 m de longitud, 11 de los cuales se extendieron hacia la mina y los otros 11 m hacia el interior del bosque. La longitud del transecto en la mina se determinó teniendo en cuenta los estudios previos realizados en la zona (Gómez Milder 2006; Milder *et al.* 2008), que indicaban la ausencia de individuos de *Q. petraea* más allá de los 11 m de distancia respecto al borde del bosque. Los transectos se establecieron perpendicularmente al borde entre el área minera y el robledal, y se muestrearon parcelas de 2 x 2 m, centradas a intervalos de 4 m. Por tanto, se establecieron un total de 6 parcelas por transecto (ver Figura 5.1). Los transectos que atravesaban zonas fuertemente perturbadas, como son caminos o barrancos, se eliminaron del muestreo. El punto de inicio del muestreo se ubicó en el punto más al sudeste del área minera, de forma que los subsiguientes transectos se establecieron según las agujas del reloj a intervalos de unos 30 m.

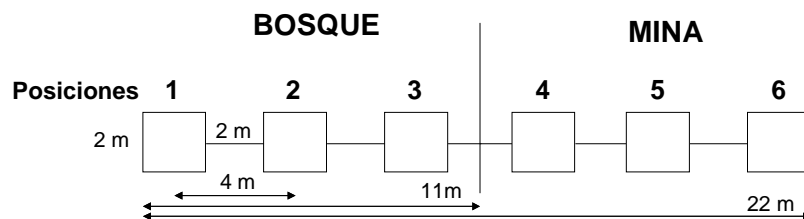


Figura 5.1. Distribución de las seis parcelas inventariadas a lo largo de un transecto.

Los primeros resultados indicaban la existencia de diferentes ambientes dentro de la mina (M1: posición 4 y M2: posiciones 5-6), en función de la distancia al borde del bosque y condicionados por el mayor o menor grado de cobertura de matorral. Por ello, se muestrearon 37 parcelas más de 2 x 2 m en la posición 4 (M1: zona de la mina más cercana al borde del bosque) y 14 parcelas similares en posición 5 ó 6 (M2: zona de la mina más alejada del borde del bosque hasta donde llegan los robles), para disponer en cada ambiente de mina (M1 y M2) de 60 parcelas de 2x2 m con diferente cobertura de matorral; en el ambiente de bosque se contaba desde un principio con 69 parcelas (23 transectos x 3 posiciones).

En cada parcela de 4 m² se tomó nota del tanto por ciento de cobertura de matorral (para caracterizar los distintos ambientes) y del número de individuos de roble presentes, considerando individuos a distintas plantas de roble separadas a nivel del suelo. Además, se identificó la especie de matorral que los protegía (de la que se anotó su altura) y el grado de protección mediante dos variables, siguiendo la metodología de García *et al.* (2000): a) el ángulo de cobertura (°) de la planta de *Q. petraea* por los matorrales circundantes, y b) la protección lateral por el matorral, medida como el porcentaje de intersecciones entre la vegetación leñosa y la superficie del suelo a lo largo de cuatro transectos de 1 m de longitud, centrados en la plántula de roble y orientados hacia los cuatro puntos cardinales principales, cuantificando su intersección a los 25, 50, 75 y 100 cm de distancia desde la planta de *Q. petraea*.

Por último, la intensidad de herbivoría se cuantificó a partir del porcentaje de individuos de *Q. petraea* con signos de ramoneo respecto del total (García *et al.* 2000). Además, el grado de relación entre las plantas de *Q. petraea* y la vegetación de los alrededores, en relación con la herbivoría, se valoró mediante dos índices complementarios: la altura del matorral (cm), máxima altura alcanzada por la planta de matorral en contacto directo con el roble; y el sobrecubrimiento (cm), diferencia entre la altura del roble y la máxima altura alcanzada por la planta de matorral en contacto directo con él, de forma que un valor negativo indica que el matorral crece por encima del roble, cubriéndolo.

Análisis de datos

Para comparar la densidad de individuos de *Quercus petraea* en función de la distancia al borde del bosque y entre los tres ambientes identificados (B, M1, M2), así como para comparar dentro de cada ambiente (B, M1 y M2) la densidad de robles en función de la cobertura de matorral se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis, seguido del test de la U de Mann-Whitney tras la corrección de Bonferroni para los contrastes *a posteriori*, debido a la falta de normalidad y homocedasticidad de los datos. El test U de Mann-Whitney se utilizó además para comparar la

densidad de robles entre el bosque y la mina. Para la verificación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad se utilizaron las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente (Guisande *et al.* 2011). Estos análisis se realizaron mediante el paquete estadístico STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Para testar diferencias en la estructura de datos en porcentajes, obtenidos para diferentes variables, se aplicaron test de independencia de caracteres Chi-cuadrado (χ^2) y se realizaron con el programa estadístico R (versión 2.15.3; R Development Core Team 2013).

Resultados

Densidad de robles en función de la distancia al bosque

La densidad de plantas de *Quercus petraea* difiere significativamente entre posiciones a lo largo de los transectos (test de Kruskal-Wallis: $H=69,83$; $p<0,0001$; $gl=5$; Figura 5.2a). En concreto se observa que la densidad disminuye significativamente en las posiciones 5 y 6 de mina en relación con el ambiente de bosque y posición 4 de mina, entre los que no existen diferencias estadísticamente significativas (Figura 2a). Es decir, la densidad de robles es bastante homogénea dentro del bosque (posiciones 1-3) y similar a la densidad en la posición 4 de mina, pero difiere significativamente entre posiciones dentro de la mina. Por ello, se decide agrupar los datos en tres ambientes: Bosque (posiciones 1-3), M1 (posición 4) y M2 (posiciones 5 y 6), encontrándose también diferencias estadísticamente significativas entre ellos (test de Kruskal-Wallis: $H=68,93$; $p<0,0001$; $gl=2$, Figura 5.2b); en concreto entre los ambientes de mina (M1: $4,8 \text{ ind/m}^2$ y M2: $0,25 \text{ ind/m}^2$), y entre el bosque y el ambiente de mina M2. La densidad de robles en el bosque es 3,6 veces más alta que en la mina, considerando en conjunto los ambientes M1 y M2 ($6,3$ frente a $1,8 \text{ ind/m}^2$ respectivamente en Bosque y Mina; test U de Mann-Whitney: $U=875,5$; $p<0,0001$).

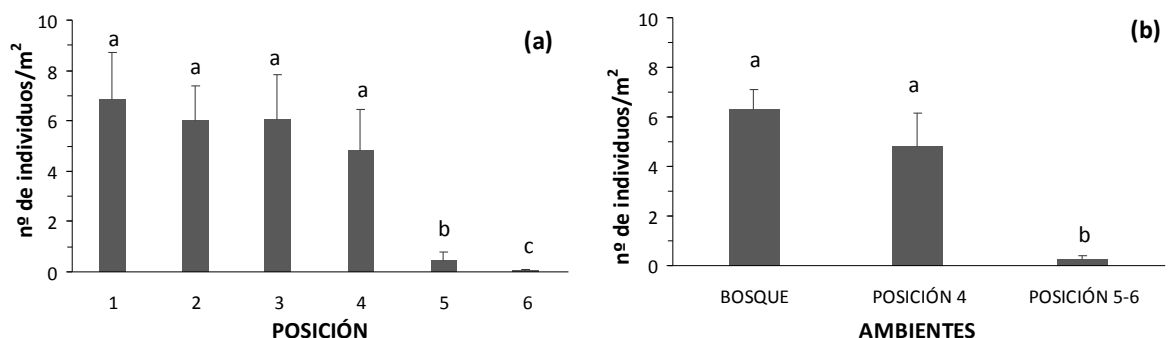


Figura 5.2. Número medio de individuos de *Q. petraea* por metro cuadrado y error estándar ($n = 23$), **(a)** en las diferentes posiciones del transecto, y **(b)** en los diferentes ambientes ($n = 69, 23$ y 46 , respectivamente). Diferentes letras sobre las barras indican diferencias entre posiciones o ambientes tras aplicar el test U de Mann-Whitney con la corrección de Bonferroni).

Densidad de robles en función de la cobertura de matorral en cada ambiente

En el ambiente de mina M1 (Figura 5.3a) la densidad de robles aumenta significativamente a medida que aumenta la cobertura de matorral de las parcelas inventariadas (test de Kruskal-Wallis: $H=15,68$; $gl=3$; $p=0,0013$), siendo el incremento de densidad más significativo para coberturas de matorral superiores al 25%. En el ambiente de mina M2 (Figura 5.3b) también se observa un incremento significativo de la densidad de robles al aumentar la cobertura de matorral (test de Kruskal-Wallis: $H=18,59$; $gl=2$; $p=0,001$), pero conviene destacar que apenas se registran robles si la cobertura de matorral de las parcelas es inferior al 25% y el incremento de densidad es más significativo para coberturas de matorral por encima del 75%.

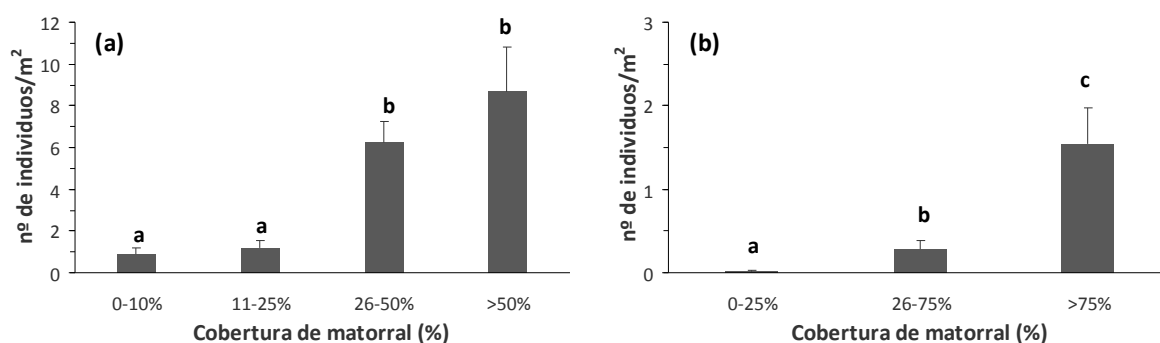


Figura 5.3. Número medio de individuos de *Q. petraea* por metro cuadrado y error estándar, según el porcentaje de cobertura de matorral: **(a)** en el ambiente de mina M1 ($n = 15$), y **(b)** en el ambiente de mina M2 ($n= 30, 15$ y 15 , respectivamente).

En el ambiente de bosque, sin embargo, la tendencia es inversa (test de Kruskal-Wallis: $H=9,12$; $gl=3$; $p=0,03$; Figura 5.4), aunque sólo existen diferencias estadísticamente significativas en la densidad de robles entre parcelas con cobertura de matorral inferior al 10% ($6,7 \text{ ind/m}^2$) y superior al 50% ($2,4 \text{ ind/m}^2$).

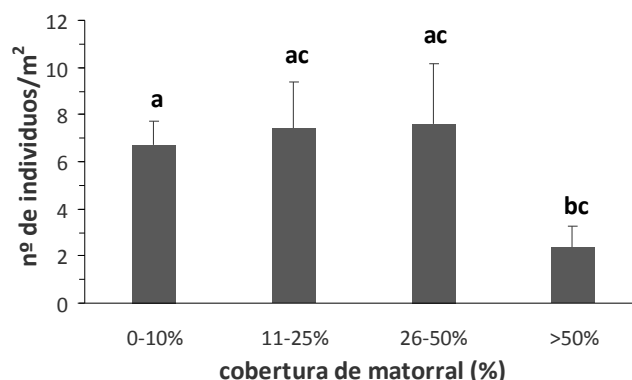


Figura 5.4: Número medio de individuos de *Q. petraea* por metro cuadrado y error estándar ($n = 15$), según el porcentaje de cobertura de matorral dentro del bosque.

Caracterización de micrositios favorables para el establecimiento de los robles en las minas

Tanto en M1 (posición 4; Figura 5.4a) como en M2 (posiciones 5-6; Figura 5.4b) se ha encontrado una influencia estadísticamente significativa del grado de protección lateral de los matorrales sobre el porcentaje de individuos de *Q. petraea* presentes (Posición 4: $\chi^2 = 25,88$; gl = 9; p = 0,002; Posiciones 5-6: $\chi^2 = 449,79$; gl = 9; p <0,0001). No obstante, la influencia es mucho más intensa en M2, donde el 73,3% de individuos se encuentran bajo un grado de protección lateral del 90-100%, mientras que en M1 tan solo el 22,2% de los individuos de *Q. petraea* presenta ese grado tan alto de protección lateral y, además, existe un reparto más equitativo de los individuos de roble albar bajo grados inferiores de protección lateral del matorral.

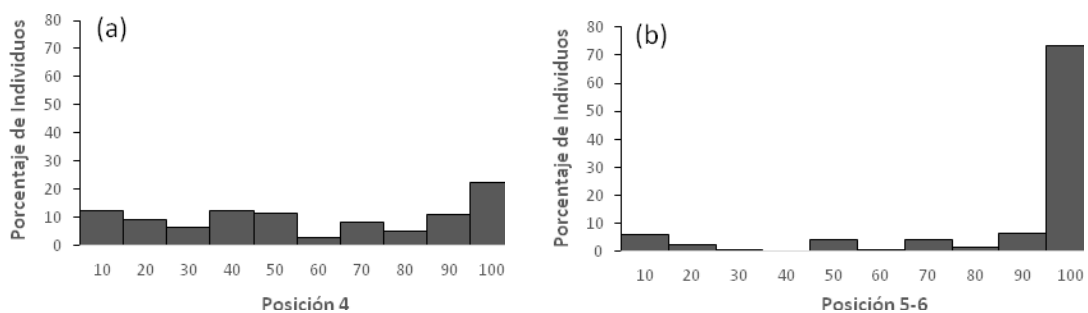


Figura 5.4: Porcentaje de individuos de *Q. petraea* encontrados bajo diferente grado de protección lateral del matorral: **(a)** en el ambiente de mina M1 (posición 4); y **(b)** en el ambiente de mina M2 (posiciones 5-6).

También, en ambos ambiente de mina (Figura 5.5 a, b), se ha encontrado una influencia estadísticamente significativa del ángulo de cobertura del matorral sobre el porcentaje de individuos de *Q. petraea* presentes (Posición 4: $\chi^2 = 210,07$; gl = 11; p <0,0001; Posiciones 5-6: $\chi^2 = 502,19$; gl = 11; p <0,0001). No obstante, de nuevo la influencia es mucho más intensa en M2, donde el 70% de individuos se encuentran bajo ángulos de 330-360°, mientras que en M1 solo el 22,8% de los individuos de *Q. petraea* presenta ese ángulo de cobertura tan alto y, además, el 45% de los individuos se encuentran bajo los ángulos de cobertura más bajos (0-30°).

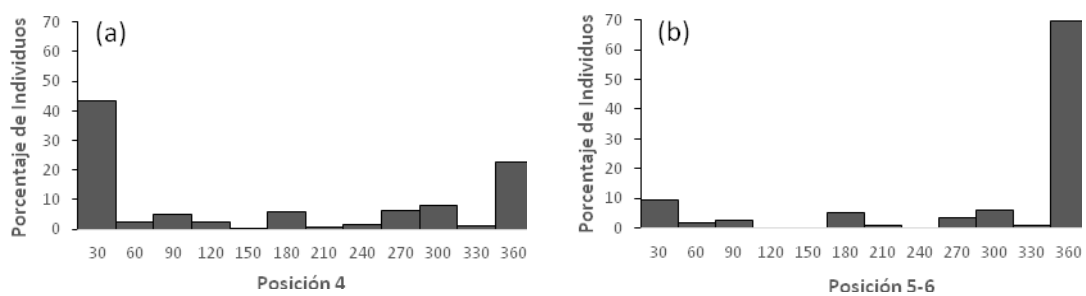


Figura 5.5. Porcentaje de individuos de *Q. petraea* encontrados bajo diferentes ángulos de cobertura del matorral: **(a)** en el ambiente de mina M1 (posición 4); y **(b)** en el ambiente de mina M2 (posiciones 5-6).

Finalmente, en ambos ambiente de mina (Figura 5.6 a, b), se ha encontrado también relación entre distintos grados de sobrecubrimiento y el porcentaje de robles presentes (Posición 4: $\chi^2 = 105,98$; gl = 9; $p < 0,0001$; Posiciones 5-6: ($\chi^2 = 100,42$; gl = 9; $p < 0,0001$). Es interesante destacar que muy pocos robles han conseguido crecer por encima de los matorrales facilitadores, tan sólo un 0,15% en la posición 4, y que en la posición 5-6 es mayor el porcentaje de plantas de roble con mayor sobrecubrimiento.

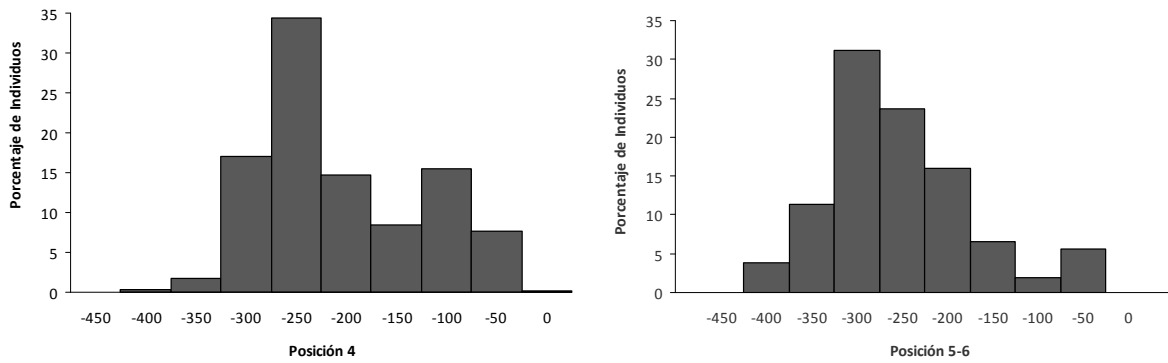


Figura 5.6. Porcentaje de individuos de *Q. petraea* con distinto grado de sobre-cubrimiento por parte del matorral: (a) en el ambiente de mina M1 (posición 4); y (b) en el ambiente de mina M2 (posiciones 5-6); un valor negativo indica que el matorral crece por encima del roble.

Principales especies de matorral facilitadoras

En ambos ambientes de mina (Figura 5.7 a, b), se ha encontrado relación significativa entre el porcentaje de individuos de *Q. petraea* y la especie de matorral bajo la que se establecen (Posición 4: $\chi^2 = 186,43$; gl = 5; $p < 0,0001$; Posiciones 5-6: $\chi^2 = 174,14$; gl = 2; $p < 0,0001$). La especie de matorral bajo la que se refugia mayor proporción de plantas de roble albar es *Genista florida* (el 65% de los robles en posición 4 y el 91% en posiciones 5-6), seguida en la distancia de *Cytisus scoparius* (el 24 y 7% de los robles en posiciones 4 y 5-6, respectivamente). Además, mientras que en M1 (posición 4) es mayor la variedad de leñosas sub-arbóreas bajo las que se pueden encontrar los robles (6 especies de matorral), en M2 (posiciones 5-6) se reduce a la mitad.

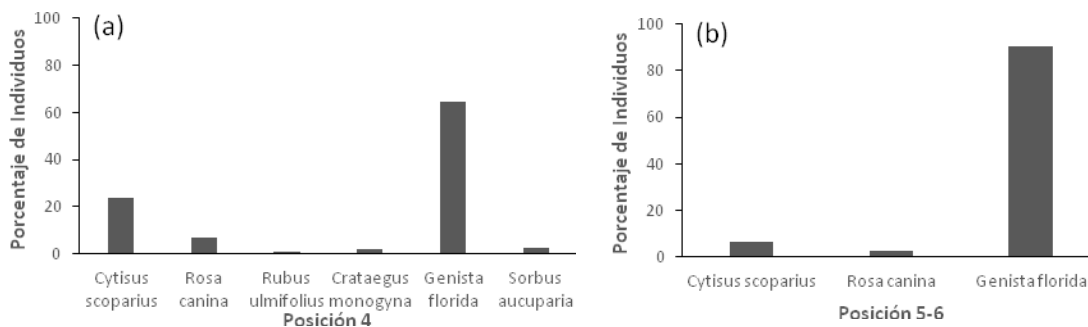


Figura 5.7. Porcentaje de individuos de *Q. petraea* encontrados bajo diferentes leñosas sub-arbóreas: (a) en M1 (posición 4) y (b) en M2 (posición 5-6).

Efecto protector de los matorrales frente a la herbivoría

La intensidad de herbivoría, estimada como porcentaje de individuos ramoneados respecto del total en cada ambiente de mina, es similar entre ambientes (9,1 y 7,7% de individuos ramoneados en posiciones 4 y 5-6, respectivamente; $\chi^2 = 0,1167$; gl = 1; p = 0,73). No obstante, en ambos ambientes de mina, el porcentaje de individuos de *Q. petraea* que presentan signos de ramoneo respecto del total encontrados en cada parcela depende de la cobertura de matorral de la parcela (Posición 4: $\chi^2 = 137,09$; gl = 3; p < 0,0001; Figura 5.8a; Posiciones 5-6: $\chi^2 = 274,25$; gl = 3; p < 0,0001; Figura 5.8b). El porcentaje de individuos ramoneados va disminuyendo significativamente según aumenta el porcentaje de cobertura de matorral, siendo muy alto el porcentaje de individuos ramoneados bajo coberturas de matorral inferiores al 11% (73 y 97% de los individuos en posiciones 4 y 5-6, respectivamente). El porcentaje de individuos con signos de ramoneo para coberturas de matorral superiores al 25% es muy bajo (1,7% en la posición 4) o nulo (en la posición 5-6).

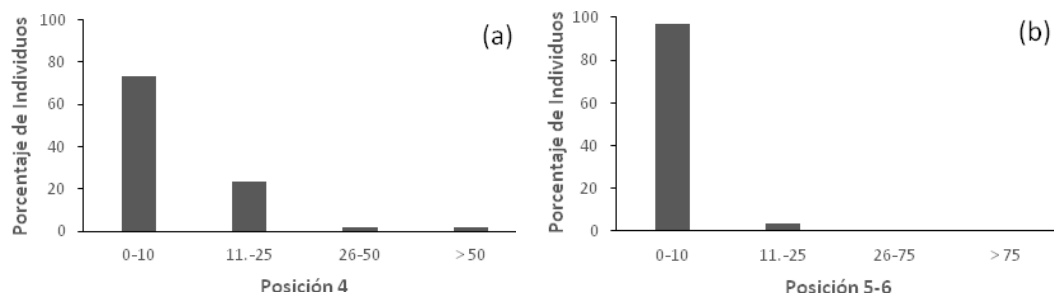


Figura 5.8. Porcentaje de individuos de *Q. petraea* ramoneados respecto del total encontrados en cada parcela, en función de la cobertura de matorral (%): **(a)** en M1 (posición 4) y **(b)** en M2 (posiciones 5-6).

Discusión

Influencia de la distancia al bosque en la densidad de robles

En este estudio se ha constatado que la densidad de robles es diferente en los tres ambientes considerados, disminuyendo considerablemente desde el bosque natural adyacente hacia el ambiente de mina más alejado del bosque. Estos resultados concuerdan con los que habíamos obtenido en estudios previos para la misma zona de estudio (Capítulo 3; Milder *et al.* 2013), donde se obtuvo que el 94% de las plantas de roble albar que colonizaban la mina se encontraban en los primeros cinco metros de distancia respecto del borde del bosque adyacente (ambiente de mina M1). Este descenso de la densidad de plantas de roble a lo largo del gradiente ambiental bosque-mina se explica en mayor medida por su mecanismo primario de dispersión barócora, que determina un descenso en la densidad a medida que aumenta la distancia a la fuente de semillas (Müller *et al.* 2007). Pasados los primeros cinco metros de distancia al borde del bosque, la presencia de plantas

de roble puede deberse más bien a un mecanismo secundario de dispersión por animales (zoocoria), en particular por arrendajos y roedores como el ratón de campo (Gómez *et al.* 2003, 2008; Den Ouden *et al.* 2005). Ahora bien, como se comentará posteriormente, la mayoría de las plantas de roble, en M1 y especialmente en M2 (> 85%), se localizan bajo la influencia de dos especies de matorral *Cytisus scoparius* y *Genista florida*, lo que sugiere que incluso si las bellotas consiguen atravesar el área de dispersión primaria, tienen que alcanzar en los ambientes de mina micrositios favorables bajo matorrales para poder germinar y crecer, como se ha mencionado también en otros estudios (Gómez *et al.* 2008, Frouz *et al.* 2015).

En cualquier caso, la densidad de plantas registrada en los tres ambientes es alta y quizás suficiente para asegurar la regeneración natural de *Q. petraea*, tanto en el bosque natural como en la mina, aunque en esta última mucho más lentamente al estar limitada por la colonización tan localizada y la supervivencia de las plantas que consiguen establecerse. La densidad de *Q. petraea* en el bosque natural que rodea la mina es muy superior a los 12.000 ind/ha recomendados como stock inicial mínimo para proporcionar un total de al menos 250 robles productores de madera de calidad y con forma de copa aceptable (Kuehne *et al.* 2013), o por encima de los >7.000-15.000 ind/ha recomendados en particular para *Q. petraea* (Burschel & Huss 2003). En comparación, la densidad de robles desciende considerablemente en los ambientes de mina, pero se puede considerar alta para regeneración natural en ambientes mineros perturbados.

Influencia de la cobertura de matorral en la densidad de robles

En ambos ambientes de mina, la densidad de *Quercus petraea* aumenta significativamente al aumentar el porcentaje de cobertura de matorral. En el ambiente de mina más próximo al bosque (M1) todavía se hace notar la influencia del bosque en cuanto a protección y aporte de bellotas, por lo que también aparecen individuos de roble albar en zonas abiertas sin apenas cobertura de matorral (<25%). En el ambiente de mina más alejado del bosque (M2), sin embargo, el mayor incremento en la densidad de *Q. petraea* se produce para valores de cobertura de matorral por encima del 75%. En este ambiente (M2) las plantas de matorral se encuentran muy separadas entre sí y parece que es necesario que estén agrupadas (alta cobertura) para que las bellotas puedan germinar y las plántulas establecerse de forma exitosa; es decir, parece que cuanto más estresantes son las condiciones más necesario es una alta cobertura de matorral para que se establezcan las plántulas de *Q. petraea*. Por tanto, se aprecia que los matorrales pioneros tienen un efecto positivo sobre la supervivencia y crecimiento inicial de las plantas, como se ha detectado en otras zonas (Gómez-Aparicio *et al.* 2004), al menos en aquellas caracterizadas por presentar una época de sequía durante el periodo de crecimiento (Castro *et al.* 2006). En diversos estudios se menciona que la

sequía estival limita en gran medida la regeneración, al ocasionar una elevada mortandad entre las plántulas y plantones en las fases iniciales del establecimiento (Rey & Alcántara 2000; García 2001; Traveset *et al.* 2003; Castro *et al.* 2004a, 2005; Gómez-Aparicio *et al.* 2008), de modo que la mejora de las condiciones microclimáticas bajo la cubierta de los matorrales es un mecanismo clave para la facilitación (García 2001; Gómez *et al.* 2001; Castro *et al.* 2004b; Gómez-Aparicio *et al.* 2005, 2008). En el área de estudio el estrés hídrico debido a la sequía estival se acentúa, además, por la baja capacidad de retención de humedad de los sustratos mineros (López-Marcos *et al.* 2013). Además, los matorrales promueven islas de fertilidad en sus inmediaciones (Pajunen *et al.* 2012), favoreciendo el establecimiento de las bellotas y el crecimiento posterior de las plantas (Torroba-Balmori *et al.* 2015); en particular, García-Ibañez (2001) indica que *Cytisus scoparius* y *Genista florida* tienen un efecto positivo en la fertilidad y humedad del suelo.

En el bosque, por el contrario, disminuye la densidad de robles para coberturas de matorral superiores al 50%. Posiblemente, en el seno del bosque las plántulas de *Q. petraea* se ven más favorecidas por las mejores condiciones ambientales que ofrece el bosque como conjunto, que por el efecto protector de los matorrales, de forma que las densidades más altas de roble se encuentran en ausencia de matorral, mientras que disminuye la densidad si el porcentaje de matorral es superior al 50%, posiblemente por un fenómeno de competencia. El exceso de sombra provocado por la suma de la sombra producida por el propio bosque y los matorrales puede impedir que las plántulas de roble albar encuentren las condiciones necesarias de luz para su correcto desarrollo, al ser una especie de media luz (Rodríguez *et al.* 2008).

Caracterización de micrositios favorables para el establecimiento de los robles en las minas

En ambos ambientes de mina (M1 y M2), se ha encontrado evidencia de relaciones positivas entre los matorrales y las plantas de *Q. petraea*, por lo que se acepta la hipótesis de que la ubicación de las plantas de *Q. petraea* en los ambientes de mina está relacionada positivamente con los matorrales. La mayor proporción de las plantas de roble establecidas de forma natural en la mina se localizan bajo matorrales en comparación con áreas abiertas (85% vs. 15%). En el apartado anterior ya se han comentado las ventajas que pueden aportar los matorrales, señaladas por otros autores. Ahora bien, en este estudio se ha detectado que el efecto positivo de los matorrales es producido por diferentes características estructurales de éstos dependiendo del ambiente de mina considerado (M1 vs. M2).

En M1, la protección lateral y el sobrecubrimiento se relacionan más intensamente con las plántulas de roble que el ángulo de cobertura. En este ambiente de mina, próximo al bosque, la

influencia de la cubierta arbórea está todavía presente, suavizando la dureza ambiental del ambiente de mina (Capítulo 3), pero existe un elevado consumo de bellotas y pisoteo de plantas producido por la intensa actividad animal (Milder *et al.* 2008), que puede ejercer una gran influencia en el establecimiento de las plántulas y su supervivencia, como se ha visto en otras zonas (Pérez-Ramos & Marañón 2008, 2012). En consecuencia, los robles que colonizan la mina en las proximidades del bosque no necesitan un alto grado de cobertura de matorral para aliviar la dureza ambiental (menor influencia del ángulo de cobertura del matorral), mientras que en este ambiente parece ser más importante que bellotas y plántulas consigan mayor protección física (mayor influencia del grado de protección lateral del matorral). Además, se aprecia que los robles se establecen bajo los matorrales más altos, tal vez porque aporten mayor disponibilidad de agua y nutrientes para las plántulas, como indican (Padilla & Puignaire 2006) o quizás por sus necesidades de luz moderadas, ya que la llegada de luz al suelo aumenta al aumentar la altura de los matorrales debido a su arquitectura (Torroba-Balmori *et al.* 2015) y porque estas especie de escobas (*Cytisus scoparius* y *Genista florida*) pierden la mayoría de sus hojas a principios de verano (García-Ibáñez 2001).

En el ambiente de mina más alejado del bosque (M2), tanto el ángulo de cobertura como la protección lateral del matorral y el sobrecubrimiento se relacionan intensamente con las plántulas de roble. Hacia el centro de la mina (M2) la colonización de los matorrales tarda más en producirse que en las proximidades del bosque (M1), por lo que la abundancia de los matorrales, su altura y edad son menores (Milder *et al.* 2008) y en consecuencia las condiciones ambientales no son tan benévolas como cerca del bosque. De ahí que cuando las plántulas alcanzan el centro de la mina, el éxito de su establecimiento parece depender más de las características de los matorrales que mejoran esas condiciones ecológicas tan duras (esto es, protección de la luz y mejora en la fertilidad del suelo y disponibilidad hídrica; Alday *et al.* 2014) que de la protección física. Este resultado revela cómo en las distancias cortas los efectos positivos de los vecinos sobre las plantas de roble pueden deberse a diferentes características estructurales de los matorrales dependiendo de las condiciones ambientales que las plántulas puedan sufrir.

Es interesante destacar que en este estudio el efecto positivo de los matorrales sobre las plantas de roble albar aumenta, no solo desde el bosque a la mina, sino también dentro de la mina, desde M1 a M2. Es decir, el efecto positivo de los matorrales aumenta a medida que el ambiente se hace más estresante y, por tanto, apoya la hipótesis del gradiente de estrés. Dentro de la mina, las condiciones abióticas en M2 son más estresantes que en M1 (esto es, mayor radiación y estrés hídrico), y a la vez la intensidad de las características estructurales de los matorrales que mejoran las condiciones ambientales para un efectivo establecimiento de las plántulas aumentan. Así pues, la posibilidad de usar plantas nodriza como medida para la restauración de árboles aumenta también

con el incremento de la severidad ambiental. No obstante, se debería considerar que dentro cualquier esquema de restauración minera el efecto nodriza puede ser insuficiente para favorecer el crecimiento de las plantas si las condiciones son particularmente severas (Alday *et al.* 2015).

Principales especies de matorral facilitadoras

Tanto en el ambiente de mina más próximo al borde del bosque (M1) como, sobre todo, en el más alejado (M2) se ha observado que la especie que con mayor frecuencia ejerce un efecto facilitador sobre los individuos de *Q. petraea* es *Genista florida*. Esto podría deberse a que el tamaño de los individuos adultos de esta especie en el área de estudio es mayor que los de *Cytisus scoparius*, sobre todo en M2 (Alday *et al.* 2015). *Genista* es el matorral colonizador dominante de las minas de carbón restauradas de más de 20 años (Alday *et al.* 2011a), siendo más abundante en cobertura en M2 que *Cytisus*, y mostrando mayor desarrollo estructural (altura de *Genista* 290 cm vs. altura de *Cytisus* 100 cm), lo cual puede suponer grandes ventajas (mencionadas anteriormente). Además, los matorrales de *Genista*, al ser más grandes, pueden proporcionar mayor protección para los animales en relación con la dispersión secundaria de las bellotas (esto es roedores y pájaros; Pérez-Ramos & Marañón 2008), y por tanto actúan como trampas que favorecen el establecimiento de plántulas (Padilla & Puignaire 2006).

Curiosamente en el área de estudio el mayor efecto protector no lo realizan los matorrales espinosos como se ha encontrado en otras zonas (García *et al.* 2000; Bobiec *et al.* 2011); esto puede deberse a que ocupan posiciones más erráticas dentro de las escombreras, posiblemente porque sus semillas presentan dispersión zoócora. Por el contrario, *Genista florida* ocupa mayores superficies y más continuas desde las proximidades del bosque a los espacios más abiertos, a pesar de que su densidad de individuos en el área de estudio es menor que la de *Cytisus scoparius* (Milder *et al.* 2008). Además, existen otros estudios en los que se ha encontrado que son las especies leguminosas las que proporcionan el mayor efecto facilitador sobre la supervivencia de las plántulas (Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Es posible que estas leguminosas incrementen la supervivencia y crecimiento de las plántulas al mejorar la composición de nutrientes del suelo debido a la fijación de nitrógeno (Callaway 1995; Alpert & Mooney 1996; Franco-Piñaza *et al.* 1996; Gómez-Aparicio *et al.* 2004).

Efecto protector de los matorrales frente a la herbivoría

La facilitación indirecta se produce cuando la presencia de algunas plantas reduce o compensa los efectos negativos ocasionados por los animales herbívoros (Milchunas & Noy-Meir 2002; Rebollo *et al.* 2002; Talamo *et al.* 2015) o por otras plantas. Por tanto, la presencia de individuos de algunas

especies de plantas no palatables, debido a defensas químicas o físicas, pueden beneficiar a plántulas o adultos de otras especies que se desarrollan en el entorno, al disminuir la probabilidad de ser consumidas o pisoteadas por los herbívoros (McAuliffe 1986; Callaway 1995; Milchunas & Noy-Meir 2002; Rebollo *et al.* 2002; García & Obeso 2003; Baraza *et al.* 2006; Talamo *et al.* 2015).

En la zona de estudio se ha observado que el porcentaje de individuos de *Q. petraea* afectados por la herbivoría disminuye según se incrementa la cobertura de matorral, tanto en la zona más próxima al borde del bosque (M1) como en la más alejada (M2). Además, en otro estudio realizado en la zona (Capítulo 4; Milder *et al.* 2015), se observó que *Q. petraea* era la especie con más daños por ramoneo, lo que sugiere que los herbívoros tienen preferencia por algunas especies de leñosas, principalmente aquellas con hojas tiernas (Ammar *et al.* 2004), y estas especies son las más afectadas, independientemente de su abundancia. Es más, Kramer *et al.* (2006) llegó a la conclusión de que las especies del género *Quercus* son de entre las especies caducifolias las más palatables. Por tanto, la asociación espacial con especies no palatables que les ofrecen protección contra la herbivoría puede ser un mecanismo clave para la regeneración (Bobiec *et al.* 2001). En consecuencia, el riesgo de ataque por parte de los herbívoros no sólo depende la palatabilidad de la especie, sino también de la estructura de la comunidad de plantas y de la calidad y cantidad de individuos vecinos (Holmes & Epton-Innes 1989; Wahl & Hay 1995; Zamora *et al.* 1999).

Teniendo en cuenta todo lo expuesto anteriormente, se puede entender por qué los individuos de *Q. petraea* se encuentran asociados principalmente a los matorrales de *Genista florida*, que suelen ser rechazados por el ganado, probablemente por considerarse no palatables o incluso por presentar cierta toxicidad para los ungulados (Osoro *et al.* 2000; Ammar *et al.* 2004), de forma que ejercen un buen efecto protector al no ser un foco de atracción para los herbívoros. Este tipo de asociación, denominada resistencia asociativa (“associational resistance”), también se produce en bosques templados pastoreados, en los que el regenerado de robles normalmente se protege así de la herbivoría (Olf *et al.* 1999; Bakker *et al.* 2004; Rousset & Lepart, 2000). En este proceso, las especies leñosas no preferidas por los herbívoros, ya sea debido a defensas físicas (espinas, pelos) o químicas (toxinas, elevadas concentraciones de componentes poco digeribles), proporcionan protección a las plántulas de roble al crecer en asociación con ellos (Bobiec *et al.* 2011). En muchos bosques templados en Europa se ha observado que los arbustos espinosos, como son los endrinos y majuelos, proporcionan lugares seguros para una regeneración exitosa (Watt 1919; Tansley 1922; Vera 2000; Bakker *et al.* 2004; Bobiec *et al.* 2011).

Conclusiones

El establecimiento de las plántulas de roble albar difiere entre los tres ambientes considerados (bosque, M1 y M2), disminuyendo en los ambientes de mina y al aumentar la distancia al bosque. Además, la mayoría de las plantas de roble, tanto en M1 como especialmente en M2, se localizan bajo altas coberturas de matorral, al contrario de lo que ocurre en el bosque, sugiriendo que las bellotas que consiguen atravesar el área de dispersión primaria tienen que alcanzar en los ambientes de mina micrositios favorables bajo matorrales (principalmente de *Genista florida* y en menor medida de *Cytisus scoparius*) para poder germinar y establecerse. Por tanto, los resultados corroboran la existencia de un efecto positivo de los matorrales sobre el establecimiento de plántulas de *Q. petraea* en ambos ambientes mineros, que se incrementa a medida que el ambiente se vuelve más estresante (desde el borde de la mina al centro de la mina), es decir, los resultados apoyan la hipótesis del gradiente de estrés. Además, este efecto facilitador está relacionado con distintas características estructurales de los matorrales en cada ambiente de la mina. La relación inversa encontrada, en los ambientes de mina, entre mayor cobertura de matorral y menor presión de herbivoría respalda, además, la idea de que en la zona de estudio el efecto nodriza que ejerce el matorral, facilitando la presencia y colonización de plántulas de roble, se produce no sólo gracias a la mejora de las condiciones ambientales bajo su cubierta, sino también debido a su protección mecánica frente a los herbívoros. En definitiva, los resultados derivados de este estudio destacan que los procesos de facilitación leñosa-leñosa son clave para explicar la dinámica de la colonización natural de leñosas en minas de carbón restauradas y, en particular, la expansión de los bosques de quercíneas desde el bosque adyacente, y apoyan la idea de usar los matorrales como especies ingenieras de los ecosistemas, con el objetivo de crear una rápida y heterogénea cobertura de matorral que proporcione micrositios favorables para el establecimiento de plántulas de *Quercus*.

Implicaciones para la gestión forestal

La restauración de los ambientes degradados, como es el caso de los ambientes mineros, podría ser optimizada utilizando procesos naturales, como la incorporación de los procesos de facilitación matorral-árbol entre las labores de restauración. De este modo no sólo se reducirían los costes económicos de las restauraciones paisajísticas, al reducirse los gastos de mantenimiento de las labores propuestas, sino que además se ampliarían los objetivos de la restauración, más allá de la estabilización del sustrato y reducción de la erosión, hacia la conservación de la biodiversidad (Choler *et al.* 2001). Esta técnica de reforestación imita el proceso natural de sucesión en la zona y, gestionada adecuadamente, podría acelerar la transición desde zonas degradadas ocupadas por matorral hacia bosques maduros. Todo esto se traduciría en beneficios económicos (Castro *et al.*

2002) y en particular, ecológicos, al reducirse el impacto visual de la reforestación, ayudando a crear una masa forestal más diversa y espacialmente irregular, que son más resistentes a los patógenos, herbívoros y adversidades meteorológicas (Watt 1992; Schönenberg 2001; Hódar *et al.* 2003; Castro *et al.* 2006).

Teniendo en cuenta, además, que la cubierta de matorral aparece de forma espontánea en las minas y, por tanto ya está presente en la mayor parte de las áreas degradadas de cierta edad no sería necesaria su introducción para poder aplicar esta técnica de restauración basada en las interacciones positivas matorral-árbol, excepto en las zonas centrales de las áreas restauradas donde el matorral tardará más en llegar. Por último, destacar que las técnicas de restauración basadas en la facilitación permiten evitar en su mayor parte los problemas de erosión causados por las técnicas tradicionales de forestación, más agresivas, que eliminan la cubierta de matorral utilizando maquinaria pesada (García-Salmerón 1995; García-Latorre 1998; Linares *et al.* 2002; Pardini *et al.* 2003; Castro *et al.* 2006).

Referencias bibliográficas

- Alday, J.G., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2011a. Vegetation succession on reclaimed coal wastes in Spain: the influence of soil and environment factors. **Applied Vegetation Science**, 14: 84-94.
- Alday, J.G., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2011b. Vegetation convergence during early succession on coal wastes: a six-year permanent plot study. **Journal of Vegetation Science**, 22: 1072-1083.
- Alday, J.G., Pallavicini, Y., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2011c. Functional groups and dispersal strategies as guides for predicting vegetation dynamics on reclaimed mines. **Plant Ecology**, 212: 1759-1775.
- Alday, J.G., Santana, V.M., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2014. Shrub-induced understory vegetation changes in reclaimed mine sites. **Ecological Engineering**, 73: 691-698.
- Alday, J.G., Zaldívar, P., Torroba-Balmori, P., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Natural forest expansion on reclaimed coal mines in Northern Spain: the role of native shrubs as suitable microsites. **Environmental Science and Pollution Research**, doi: 10.1007/s11356-015-5681-2.
- Alpert, P. & Mooney, H.A. 1996. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. **Vegetatio**, 122: 83-93.
- Ammar, H., López, S., González, J.S. & Ranilla, M.J. 2004. Seasonal variations in the chemical composition and in vitro digestibility of some Spanish leguminous shrub species. **Animal Feed Science and Technology**, 115: 327-340.
- Bakker, E.S., Olf, H., Vandenberghe, C., DeMaeyer, K., Smit, R., Gleichman, J.M. & Vera, F.W.M., 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light demanding tree species in wooded pastures. **Journal of Applied Ecology**, 41: 571-582.
- Baraza, E., Zamora, R. & Hódar, J.A. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. **Oikos**, 113: 148-56.
- Benayas, J.M. & Camacho Cruz, A. 2004. Performance of *Quercus ilex* saplings in abandoned Mediterranean cropland after long-term interruption of their management. **Forest Ecology and Management**, 194: 223-233.

- Bertness, M.D. & Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. **Trends in Ecology and Evolution**, 9: 191-193.
- Bobiec, A., Kuijper, D.P.J., Niklasson, M., Romankiewicz, A. & Solecka, K. 2011. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration in early successional woodlands grazed by wild ungulates in the absence of livestock. **Forest Ecology and Management**, 262: 780-790.
- Bradshaw, A.D. & Chadwick, M.J. 1980. **The Restoration of Land**. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Brooker, R. W. & Callaghan, T.V. 1998. The balance between positive and negative interactions and its relationship to environmental gradients: a model. **Oikos**, 81: 196-207.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörge, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, Ll., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olafsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of Ecology**, 96: 18-34.
- Burrows, F.J. 1984. Trees and forest restoration, pp: 269–288. En: **Control of Crop Productivity**. Academic Press, Sydney, Australia.
- Burschel, P. & Huss, J. 2003. **Grundriß des Waldbaus**. Parey, Berlin
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. **Botanical Review**, 61: 306-49.
- Callaway, R. M., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E. T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze, & B. J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, 417: 844-848.
- Callaway, R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic – continuum concept. **Oecologia**, 112: 143-149.
- Castro, J., Zamora, R. & Hódar, J.A. 2006. Restoring the forests of *Quercus pyrenaica* Willd. using pioneer shrubs as nurse plants. **Applied Vegetation Science**, 9: 137-142.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M. 2002. The use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. **Restoration Ecology**, 10: 297-305.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M. 2004a. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean area. **Journal of Ecology**, 92: 266-277.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M. 2005. Alleviation of summer drought boost establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. **Plant Ecology**, 181: 191-202.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. & Gómez-Aparicio, L. 2004b. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. **Restoration Ecology**, 12: 352-358.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. **Ecology**, 82(12): 3295-3308.
- Cooke, J.A. & Johnson, M.S. 2002. Ecological restoration of land with particular reference to the mining of metals and industrial minerals: A review of theory and practice. **Environmental Reviews**, 10: 41-71.
- Den Ouden, J., Jansen, P.A. & Smit, R. 2005. Jays, mice and oaks: predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in north-western Europe, pp 223-239. En: Forget, P.M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. & Vander Wall, S.B. (eds.), **Seed fate: predation, dispersal, and seedling establishment**. CABI Publishing, Wallingford.
- do Amaral Franco, J. 1990. *Quercus* L., pp 15-36. En: Castro, S. *et al.* (eds), **Flora ibérica**, 2. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Echavarría, M.C. 2008. **Efectos de *Cytisus multiflorus* (L'Hér.) Sweet sobre las comunidades herbáceas, ante diferentes niveles de estrés hídrico en la penillanura salmantina**. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.

- Franco-Pizaña, J. G., Fulbright, T.E., Gardiner, D.T. & Tipton, A.R. 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. **Journal of Vegetation Science**, 7: 257-264.
- Frouz, J., Vobořilová, V., Janoušová, I., Kadochová, Š. & Matějčík, L. 2015. Spontaneous establishment of late successional tree species English oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) at reclaimed alder plantation and unreclaimed post mining sites. **Ecological Engineering**, 77: 1-8.
- García D. & Obeso J. R. 2003 Facilitation by herbivore mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. **Ecography**, 26: 739–50.
- García, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. **Journal of Vegetation Science**, 12: 839-848.
- García, D., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, M. & Castro, J. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. **Conservation Biology**, 95: 31-38.
- García-Ibáñez, E. 2001. **Efecto sobre el suelo de la hojarasca de arbustos en la Sierra de Guadarrama**. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid
- García-Latorre, J. 1998. La preparación del terreno en la reforestación de zonas semiáridas. **Montes**, 51: 70-74.
- García-Salmerón, J. 1995. **Manual de repoblaciones forestales II**. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, Spain.
- Gómez Milder, A.I. 2006. **Influencia de la forma del borde del bosque sobre la colonización de leñosas en áreas mineras restauradas (noroeste de la provincia de Palencia)**. Tesis de Grado. Universidad de Salamanca.
- Gómez, J.M., García, D. & Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. **Forest Ecology and Management**, 180: 125-134.
- Gómez, J.M., Hódar, J.A., Zamora, R., Castro, J. & García, D. 2001. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. **Canadian Journal of Botany**, 79: 739-746.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. **Oecologia**, 155: 529-537.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R. & Boettinger, J.L. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. **Journal of Vegetation Science**, 16: 191-198.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J. & Hódar, J.A. 2008. Facilitation of tree sapling by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? **Journal of Vegetation Science**, 19: 161-172
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & Baraza, E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. **Ecological Applications**, 14 (4): 1128-1138
- Greenlee, J. & Callaway, R.M. 1996. Effects of abiotic stress on the relative importance of interference and facilitation. **American Naturalist**, 148: 386-396.
- Guisande, González C., Vaamonde Liste, A. & Barreiro Felpeto, A. 2011. **Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS**. Ediciones Días de Santos, Madrid.
- Gutiérrez, J.M. & Squeo, F.A. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. **Ecosistemas** 2004/1. U.R.L.:www.aeet.org/ecosistemas/041/investigacion2.htm.
- Hardt, R.A. & Forman, R.T.T. 1989. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. **Ecology**, 70 (5): 1252-1260.
- Hódar, J.A., Castro, J. & Zamora, R. 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. **Biological Conservation**, 110: 123-129.
- Holmes, R.D. & Jepson-Innes, K. 1989. A neighbourhood analysis of herbivory in *Bouteloua gracilis*. **Ecology**, 70: 971-976.

- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T. & Arroyo, J. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos ecofisiológicos y genéticos. **Ecosistemas**, 1: 83-92.
- Kitzberg, T., Steinaker, D.F. & Veblen, T.T. 2000. Effects of dynamic viability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. **Ecology**, 7: 1914-1924.
- Kramer, K., Groot Bruinderink, G.W.T.A. & Prins, H.H.T. 2006. Spatial interactions between ungulate herbivory and forest management. **Forest Ecology and Management**, 226: 238-247.
- Kuehne, C., Kublin, E., Pyttel, P. & Bauhus, J. 2013. Growth and form of *Quercus robur* and *Fraxinus excelsior* respond distinctly different to initial growing space: results from 24-year-old Nelder experiments. **Journal of Forest Research**, 24: 1-14.
- Linares, R., J. Rosell, L. Pallí, and C. Roqué. 2002. Afforestation by slope terracing accelerates erosion. A case study in the Barranco de Barcedana (Conca de Tremp, NE Spain). **Environmental Geology**, 42: 11-18.
- López-Marcos, D. 2012. **Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España**. Trabajo Fin de Master. Universidad de Valladolid.
- López-Marcos, D., Turrión, M.B. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España, pp. 215-224. En: Martínez Ruiz, C., Lario Ieza, F.J. & Fernández-Santos, B. (eds.), **Avances en la restauración de sistemas forestales. Técnicas de implantación**. AEET-SECF, Madrid.
- Maestre, F.T., Bautista, S.; Cortina, J; Bladé, C.; Bellot, J. & Vallejo, R. 2003. Bases ecológicas para la restauración de los espartales semiáridos degradados. **Ecosistemas**, 1: 56-65.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lartie, C.J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, 97: 199-205.
- MAPA 1991. **Caracterización agroclimática de la provincia de Palencia**. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.
- McAuliffe, J.R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran desert tree, *Cercidium microphyllum*. **Ecology**, 67: 276-80.
- Milchunas, D.G. & Noy-Meir, I. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. **Oikos**, 99: 113-30.
- Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2008. Influencia de la forma del borde del bosque en la colonización de leñosas: Aplicaciones en restauración de escombreras mineras. **Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales**, 28: 259-264.
- Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Colonization patterns of woody species on lands mined for coal in Spain: preliminary insight for forest expansion. **Land Degradation and Development**, 24:39-46.
- Milder, A.I., Martínez-Ruiz, C. & Fernández-Santos, B. 2015. Forest edge shape influence on woody species colonization and forest expansion on degraded ecosystems. **Landscape Ecology** (en revisión).
- Moro, M.J., Pugnaire, F.I., Haase, P. & Puigdefábreas, J. 1997b. Mechanisms of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semi-arid environment. **Ecography**, 20: 175-184.
- Moro, M.J., Puignaire, F.I.; Haase, P. & Puigdefábreas, J. 1997a. Effect of the canopy of *Retama sphaeroteca* on its understorey in a semi-arid environment. **Functional Ecology**, 11: 425-431.
- Müller, S.C., Overbeck, G.E., Pfadenhauer, J. & Pillar, V.D. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. **Plant Ecology**, 189: 1-14.
- Niering, W.A.; Whittaker, R.H. & Lowe, C.H. 1963. The saguaro: a population in relation to its environment. **Science**, 142:15-23.
- Olf, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M., De Maeyer, K., Smit, R., 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alteration of plant facilitation and competition. **Plant Biology**, 1: 127-137.

- Oria de Rueda, J.A. 2003. **Guía de árboles y arbustos de Castilla y León** (2ª ed.). Cálamo, Palencia.
- Osoro, K., Celaya, R., Martínez, A. & Zorita, E. 2000. Pastoreo de las comunidades vegetales de montaña por rumiantes domésticos: producción animal y dinámica vegetal. **Pastos**, XXX(1): 3-50.
- Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. **Frontiers in Ecology and the Environment**, 4: 196-202.
- Pajunen, A., Virtanen, R. & Roininen, H. 2012. Browsing-mediated shrub canopy changes drive composition and species richness in forest-tundra ecosystems. **Oikos**, 121: 1544-1552.
- Pardini, G., M. Gispert, & G. Dunjó. 2003. Runoff erosion and nutrient depletion in five Mediterranean soils of NE Spain under different land use. **The Science of the Total Environment**, 309:213-224.
- Pérez-Ramos, I.M. & Marañón, T. 2008. Factors affecting post-dispersal seed predation in two coexisting oak species: Microhabitat, burial and exclusion of large herbivores. **Forest Ecology and Management**, 255: 3506-3514.
- Pérez-Ramos, I.M. & Marañón, T. 2012. Community-level seedling dynamics in Mediterranean forests: uncoupling between the canopy and the seedling layers. **Journal of Vegetation Science**, 23: 526-540.
- Pugnaire, F.I, Haase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S.C. & Incoll, L.D. 1996a. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. **Oikos**, 76: 455-464.
- Pugnaire, F.I. & Lázaro, R. 2000. Seed bank and understorey species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. **Annals of Botany**, 86: 807-813.
- Pugnaire, F.I. 2001. Balance de las interacciones entre plantas en ambientes mediterráneos, pp. 213-236 (Capítulo 8). En: Zamora, R. & Pugnaire, F.I. (eds.), **Ecosistemas mediterráneos: análisis funcional**. CSIC-AEET, Granada.
- Pugnaire, F.I., Haase P. & Puigdefábregas. J. 1996b. Facilitation between higher plant species in semiarid environment. **Ecology**, 77: 1420-1426.
- R Development Core Team 2013. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL: <http://www.r-project.org>
- Rebollo S., Milchunas D. G., Noy-Meir I. & Chapman P. L. 2002. The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. **Oikos**, 98: 53-64.
- Rey, P.J. & Alcántara, J.M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. **Journal of Ecology**, 88: 622-633.
- Rodríguez, J., Pardos, J.A., Gil, L., Reich, P.B. & Aranda, A. 2008. Light response in seedling of temperate (*Quercus petraea*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. **Plant Ecology**, 195: 273-285.
- Rousset, O., Lepart, J., 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). **Journal of Ecology**, 88: 401-412.
- Schonenberger, W. 2001. Cluster afforestation for creating diverse mountain forest structures – a review. **Forest Ecology and Management**, 145: 1212-128.
- Tálaro, A., Barchuk, A., Cardozo, S., Trucco, C., Marás, G. & Trigo, C. 2015. Direct versus indirect facilitation (herbivore mediated) among woody plants in a semiarid Chaco forest. **Austral Ecology**, 40 (5): 573-580.
- Tansley, A.G. 1922. Studies on the vegetation of the English Chalk II. Early stages in the redevelopment of woody vegetation on chalk grassland. **Journal of Ecology**, 10: 168-177.
- Torroba-Balmori, P., Zaldívar, P., Alday, J.G., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Recovering *Quercus* species on reclaimed coal wastes using native shrubs as restoration nurse plants. **Ecological Engineering**, 77: 146-153.
- Traveset, A., Gulias, J., Riera, N. & Mus, M. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. **Journal of Ecology**, 91: 427-437.

- Vera, F.W.M. 2000. **Grazing Ecology and Forest History**. CABI, Wallingford.
- Wahl, M. & Hay, M.E. 1995. Associational resistance and shared doom: effects of epibiosis on herbivory. **Oecologia**, 102: 329-340.
- Watt, A. D. 1992. Insect pest population dynamics: effects of tree species diversity, pp: 267-276. En: Cannell, M.G.R., Malcolm, D.C. & Robertson, P.A. (eds.), **The ecology of mixed species stands of trees**. Special Publication series nº 11, Blackwell, Oxford
- Watt, A.S. 1919. On the cause of failure of natural regeneration in British oak woods. **Journal of Ecology**, 7: 173-203.
- Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & García, D. 2001. Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. **Forest Ecology and Management**, 144: 33-42.
- Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M. 1999. Plant–herbivore interaction: beyond a binary vision, pp. 677-718. En: F. Pugnaire & F. Valladares (eds.), **Handbook of functional plant ecology**. Marcel Dekker, Inc., New York.

Capítulo 6



Capítulo 6

Estrategias de propagación de tres especies leñosas colonizadoras de minas de carbón: *Quercus petraea*, *Cytisus scoparius*, *Genista florida*.

Resumen

En este capítulo se identifican y cuantifican (en número de individuos y biomasa) las estructuras de regeneración (semilla, rebrote) de tres especies leñosas que, de forma natural, colonizan las minas de carbón en el norte de Palencia: *Quercus petraea*, *Cytisus scoparius* y *Genista florida*. Para ello, se descalzaron, entre febrero y mayo de 2008, todos los individuos de las tres especies contenidos en tres transectos ubicados perpendicularmente al borde entre la mina y el bosque, dentro de inventarios de 2 x 2 m tomados a 1 y 5 m de distancia del borde hacia el bosque y a 1, 5, 10, 20 y 40 m desde el borde hacia la mina. De cada individuo se analizó su procedencia (semilla y/o tipo de rebrote) y se midió su biomasa aérea y subterránea en peso seco. El seguimiento temporal, en un transecto fijo, de la incorporación de nuevos individuos de las tres especies sirvió para determinar la época más adecuada para llevar a cabo muestreos de regeneración en la zona. Los resultados indican que el invierno es la época del año más adecuada para estudiar la regeneración de las tres especies en el noroeste de Palencia. La mayor regeneración de *Q. petraea* tiene lugar en el bosque y, en menor medida, en los primeros 12m de distancia al bosque dentro de la mina. Únicamente en el bosque se da regeneración vegetativa, a partir de rebrote de raíz lateral, pero su contribución es muy baja, tanto en número de individuos como en biomasa. Por el contrario la regeneración de *C. scoparius*, que tiene lugar exclusivamente vía germinativa, es mayor en la mina y aumenta al aumentar la distancia al bosque hasta los 12 m de distancia, para luego descender. A diferencia de las otras dos especies estudiadas, *G. florida* no muestra diferente intensidad de regeneración en función del ambiente (bosque, mina), se regenera mayoritariamente vía germinativa, y únicamente en la posición de la mina más alejada del bosque se regenera vegetativamente a partir de raíces laterales. Únicamente en el caso de los individuos de *Q. petraea* parece existir una tendencia a que disminuya la relación entre la biomasa aérea y la subterránea al pasar del ambiente de bosque al de la mina. Para las leñosas sub-arbóreas se observa, sin embargo, una posible tendencia al aumento de la relación biomasa aérea/subterránea dentro de la escombrera minera al aumentar la distancia al borde del bosque.

Palabras clave: rebrote; semilla; bosque; mina; influencia del ambiente; roble albar; densidad y biomasa; reclutamiento; ratio biomasa aérea:subterránea.

Introducción

En el contexto internacional la restauración de áreas degradadas por la minería tiene bastante tradición, sobre todo en países desarrollados (USA, Canadá, Australia, Reino Unido). En España, sin embargo, las actuaciones son más recientes, aunque están siendo impulsadas en los últimos años, a nivel nacional y autonómico, a medida que se hace operativa la normativa existente o se aprueban nuevas normas legales de protección medioambiental (Martínez Ruiz *et al.* 1996). Sirvan como ejemplo las labores de restauración que, en la comunidad autónoma de Castilla y León, viene desarrollando U.M.I.N.S.A. (Unión Minera del Norte, S.A.) en las minas de carbón de la franja norte de las provincias de León y Palencia (UMINSA 2000).

El retraso que llevamos en el ámbito de la restauración ambiental en España hace que, a la hora de diseñar los planes de restauración de muchas de estas áreas, falte información sobre qué especies son las más adecuadas, su biología y capacidad de reproducción, sus posibilidades de colonización y expansión, la mejor técnica de siembra o plantación, etc. Es verdad que se está realizando un importante esfuerzo en la experimentación en vivero y semillero, para obtener planta y semilla variada y de calidad (AEET 1997, 2001; García Fayos 2001; Balaguer 2002; Vallejo *et al.* 2003; Villar 2003). No obstante, hay que seguir profundizando en el conocimiento de los principios ecológicos implicados en el proceso de revegetación. Como dice Bradshaw (1983, 1996): *“la restauración es un crudo test de nuestro conocimiento ecológico”*. Si somos capaces de restaurar con éxito un ecosistema es porque de verdad conocemos como funciona dicho sistema. Este conocimiento es necesario para diseñar propuestas específicas de restauración y huir de medidas resolutivas globales.

Debido a la continuada actividad minera del carbón que durante décadas se viene desarrollando en el norte de la provincia de Palencia, se dispone de zonas mineras antiguas en las que es posible abordar estudios de colonización natural de leñosas, para valorar la influencia de sus estrategias de propagación en su mayor o menor expansión en las minas.

Los estudios de regeneración no son frecuentes, debido a que requieren mucho trabajo de campo, y por ello es difícil encontrar datos en la bibliografía sobre la importancia de las distintas vías regenerativas en la propagación de las diferentes especies. Sin embargo, la información que aporta este tipo de estudios es vital, para comprender los mecanismos de expansión implicados y, en definitiva, poder establecer recomendaciones de cara a introducir semillas y/o plántulas en la revegetación de espacios degradados por actividades humanas, entre ellas la minería de carbón a cielo abierto. Conocer el tipo de estrategia de propagación (germinativa, vegetativa) que utilizan las

principales especies leñosas colonizadoras es, además, clave para comprender la dinámica de la vegetación en áreas mineras restauradas y su patrón de distribución espacial.

Se sabe que algunas especies de plantas se regeneran vegetativamente tras las perturbaciones (fuego, movimiento de tierras, etc.), otras a partir de nuevas plántulas procedentes de semillas almacenadas en el banco del suelo, y otras a partir de ambas vías (Bond & van Wilgen 1996; Fernández Santos *et al.* 1999, 2004; Paula *et al.* 2009). A su vez, la regeneración vegetativa puede ocurrir a partir de diferentes estructuras subterráneas como raíces principales (lignotuber, complejos entramados de raíces), raíces laterales o ramas laterales enterradas (Lacey 1983; James 1984; Fernández Santos & Gómez-Gutiérrez 1994; Bond & van Wilgen 1996; Canadell & López Soria 1998; Pausas 1999; Fernández Santos *et al.* 1999, 2004; Paula *et al.* 2009). Las especies que pueden regenerarse tanto por vía germinativa (a partir de semillas) como por vía vegetativa (a partir de rebrotes de diferente procedencia) reciben el nombre de rebrotadoras facultativas.

Además, las especies rebrotadoras facultativas no siempre muestran la misma respuesta a las perturbaciones. Es decir, la importancia de la vía germinativa y vegetativa depende de numerosos factores (Fernández-Santos *et al.* 1999, 2004; Paula *et al.* 2009). Así, variaciones en el vigor de los rebrotes se han atribuido, por ejemplo, a diferencias en la edad de las plantas antes de la perturbación (Mallik & Gimingham 1983, 1985; Rundel *et al.* 1987; Malanson & Trabaud 1989; Fernández Santos *et al.* 2004), a la intensidad de la perturbación (Malanson & O'Leary 1985; Moreno & Oechel 1991, 1993; Bond & van Wilgen 1996; Fernández-Santos *et al.* 2004), o la disponibilidad de recursos (Bellingham & Sparrow 2000; Cruz & Moreno 2001; Cruz *et al.* 2002). En muchos casos, sin embargo, todavía no se comprenden las circunstancias en las que una estrategia de propagación se ve favorecida frente a otra.

En el área de estudio las dos principales especies leñosas que colonizan activamente las minas de carbón son *Cytisus scoparius* (L.) Link y *Genista florida* L. (Alday *et al.* 2014; Torroba-Balmori *et al.* 2015) que, a su vez, favorecen el establecimiento de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. bajo su cubierta (Alday *et al.* 2015; capítulo 4: Milder *et al.* 2015). En la literatura se encuentran referencias a la potencialidad de regeneración tras el fuego, tanto por vía germinativa como vegetativa, de algunas especies del género *Cytisus*, tales como *Cytisus multiflorus* (L'Hér.) Sweet (Fernández Santos *et al.* 1999; Paula *et al.* 2009), *Cytisus oromediterraneus* Rivas Mart. & al. (Fernández Santos & Gómez-Gutiérrez 1994; Fernández Santos *et al.* 2004; Paula *et al.* 2009) o *Cytisus scoparius* (Tárrega & Luis 1988; Tárrega *et al.* 1992; Herranz *et al.* 1996, 1998; Valbuena & Trabaud 2001; Paula *et al.* 2009). Sin embargo, en el caso de *C. scoparius* todavía no se ha valorado cuantitativamente la importancia de cada vía regenerativa en las posibilidades de la expansión de la especie; la información parece

responder únicamente a observaciones de campo. Autores como Peterson & Prasad (1998) y Rivas *et al.* (2006) consideran a *C. scoparius* como una especie germinadora, mientras que Bossard & Rejmanek (1994) hacen referencia a su capacidad para rebrotar y al efecto negativo del corte al final de la estación seca en la tasa de rebrote, así como al incremento de la germinación cuando el suelo es perturbado. También en el caso de *Genista florida* (Tárrega & Luis 1988; Tárrega *et al.* 1992; Luis Calabuig *et al.* 2001; Núñez *et al.* 2003; Paula *et al.* 2009) y de *Quercus petraea* (Moro 1988) se ha comentado su potencialidad como especies rebrotadoras, pero tampoco se han encontrado estudios que cuantifiquen la importancia de dicha vía regenerativa.

Teniendo en cuenta que la reproducción vegetativa se considera como el modo más exitoso de colonizar minas de carbón restauradas en diferentes partes del mundo (Bauer 1973; Hardt & Forman 1989), sería muy interesante valorar la influencia que el ambiente (bosque/mina), y en particular, el grado de perturbación asociado al mismo, puede tener sobre la contribución de las diferentes vías regenerativas (germinativa, vegetativa) en la expansión de estas tres especies leñosas colonizadoras de minas de carbón en el norte de la provincia de Palencia. Para ello, se plantean los siguientes **objetivos específicos**, para cada una de las principales especies leñosas colonizadoras (*Quercus petraea*, *Cytisus scoparius*, *Genista florida*):

1. Determinar la época del año más adecuada para llevar a cabo el muestreo de regeneración en el área de estudio, mediante el seguimiento de un transecto fijo.
2. Explicar la baja tasa de incorporaciones de individuos de *Q. petraea* que se estaban produciendo en el transecto fijo.
3. Identificar las vías de regeneración y cuantificar la importancia de cada una de ellas (en número de individuos y biomasa) en función de la distancia al borde del bosque adyacente (posiciones), y del ambiente (bosque y mina).
4. Determinar la relación biomasa aérea/biomasa subterránea de cada vía regenerativa, y los posibles cambios con la distancia al borde del bosque y el ambiente.

Un aspecto por el cual este estudio adquiere, si cabe, un valor adicional es porque se desarrolla en una zona que coincide con el límite sur de distribución mundial de los bosques de *Q. petraea* (roble albar), que son de los más amenazados en España (Oria de Rueda 2003) y, en particular, en el área de estudio ocupan comarcas de excepcional valor faunístico y ecológico y, por tanto, requieren de un manejo acorde con sus especiales características (Milder *et al.* 2008).

Materiales y Métodos

Área de Estudio

El área de estudio se sitúa en las proximidades de la villa de Guardo, dentro de la comarca denominada “Montaña Palentina”, al noroeste de la provincia de Palencia, sobre una geología de calizas del Paleozoico principalmente, con presencia de suelos arcillosos y en menor medida arenosos (Milder *et al.* 2008). Es una zona montañosa, con una altitud media de 1110 m y ubicada en la cara sur de las últimas elevaciones de la Cordillera Cantábrica, entre los 42° 47' de latitud norte y los 4° 50' de longitud oeste, respecto al Meridiano de Greenwich (Milder *et al.* 2008). El clima es Mediterráneo sub-húmedo (MAPA 1991), con 977 mm de precipitación media anual, concentrada en primavera y otoño, y una temperatura media anual de 9,3 °C (1971-2007 media de temperaturas y 1933-2007 media de precipitaciones; datos del observatorio meteorológico de Guardo). La vegetación que rodea la mina consiste en bosques caducifolios dominados por *Quercus petraea* (Figura 6.A1 anexo fotográfico) y algunos matorrales como *Cytisus scoparius* y *Genista florida* (capítulo 3: Milder *et al.* 2013).

En concreto, el estudio se llevó a cabo en un antiguo hueco minero de carbón restaurado en 1990, de 6 ha de superficie, en la zona conocida como “El Sestil”, perteneciente a la cuenca carbonífera de Guardo-Cervera de Pisuerga dentro de la gran cuenca carbonífera de la Cornisa Cantábrica (Alcalde Crespo, 2001). La restauración consistió en el rellenado del hueco con estériles de carbón procedentes de explotaciones de carbón cercanas, recubrimiento con tierra vegetal, enmendado con estiércol de vacuno e hidrosiembra con una mezcla comercial de gramíneas y leguminosas herbáceas (para más detalles ver capítulo 3; Milder *et al.* 2013). Cuando comenzó este estudio, el área minera restaurada había sido colonizada por las herbáceas y leñosas arbustivas (principalmente *Cytisus scoparius* y *Genista florida*) asociadas al robledal de *Quercus petraea* que la rodea por tres flancos, y estaba siendo pastoreada por ciervos, vacas y caballos.

Los suelos naturales del bosque adyacente a la mina presentan capa orgánica tipo moder y un buen drenaje, no muestran afloramientos rocosos, ni pedregosidad superficial, ni tampoco muestran indicios de erosión, ni grietas (López-Marcos 2012). La profundidad efectiva es de 40 cm sobre la roca madre que es roca metamórfica ácida, concretamente pizarras de Terciario (IGME 1982). Presentan un régimen de humedad údico y de temperatura méxico; el tipo de suelo es Typic Dystroudept (Soil Survey Staff 2010), de textura fina (franco-arcillo-limosa), pH fuertemente ácido (4,8–4,3), sin presencia de carbonatos, con alto contenido en materia orgánica y muy bajo contenido en fósforo (López-Marcos 2012). El suelo minero es de textura franco-arcillosa, con pH de 6,5 y una profundidad

efectiva de 10-15 cm (López-Marcos 2012). Además de las diferencias edáficas sustanciales entre el bosque que rodea la mina y la mina, existe una alta heterogeneidad edáfica dentro de la mina en función de la distancia al borde del bosque (ver capítulo 3; Milder *et al.* 2013). La pendiente del terreno desde el bosque circundante hacia la mina varía entre 18 y 30 °.

Muestreo de vegetación

Reclutamiento de individuos de las tres especies. Transecto fijo.

Previamente al muestreo de regeneración, se llevó a cabo el seguimiento temporal, en un transecto fijo, de la incorporación de nuevos individuos de las tres especies objeto de estudio. Con ello se pretendía determinar qué época del año era la más adecuada para llevar a cabo el muestreo de regeneración. El transecto fijo se situó perpendicularmente al borde entre la mina y el bosque siguiendo el modelo propuesto por Hardt & Forman (1989). A lo largo del transecto se fijaron ocho inventarios de 2 x 2 m, seis situados en el área de la mina a intervalos de 1, 5, 10, 20, 40 y 60 m y los otros 2 dentro del bosque a 1 y 5 m del borde (Figura 6.1). El seguimiento del transecto se realizó durante un año, entre abril de 2007 y abril de 2008; durante el primer mes el seguimiento fue quincenalmente y después mensualmente. Los individuos de *Quercus petraea*, *Cytisus scoparius* y *Genista florida* presentes desde el comienzo del muestreo en cada parcela de 2x2 m fueron marcados para poder identificar las nuevas incorporaciones que se iban produciendo.

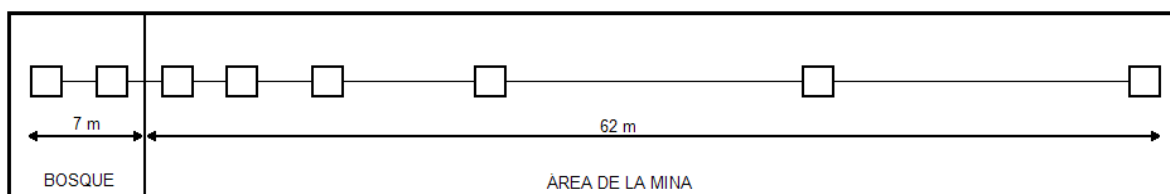


Figura 6.1. Distribución de los 8 inventarios de 2 x 2 m a lo largo del transecto fijo. La distancia de las parcelas de 2x2 m respecto al borde del bosque se miden desde el límite de cada inventario más cercano al borde del bosque.

Para poder explicar la baja tasa de incorporaciones de individuos que se iban produciendo en el transecto fijo, se realizó en noviembre de 2007 un inventario de la cantidad y viabilidad de las bellotas de *Quercus petraea* encontradas en las proximidades del transecto fijo, en particular en los alrededores de los 4 inventarios de 2 x 2 m más cercanos al borde bosque-mina, por ser en ellos los únicos en los que se identificaron dentro individuos de *Quercus petraea*. Los cuatro inventarios alrededor de los que se realizó el inventario de bellotas fueron concretamente los situados a 1 y 5 m de distancia hacia el interior del bosque y hacia la mina, desde el borde del bosque.

El inventario de bellotas consistió en el recuento de todas las incluidas en cuatro cuadrados de 0,5 x 0,5 m (= 0,25 m²) situados en las cuatro esquinas de los inventarios del transecto fijo seleccionados (Figura 6.2), por lo que se pudo expresar para cada posición la densidad de bellotas como su número por m². Las bellotas se recogieron y en el laboratorio se realizó un test de viabilidad. Se pusieron a germinar sobre un lecho de turba en una bandeja de 50x30x8 cm, y se regaron regularmente hasta la emergencia de las plántulas, que se produjo entre dos y tres meses más tarde.

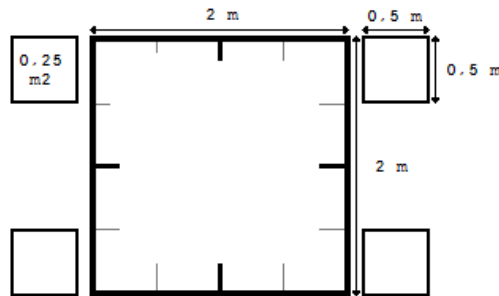


Figura 6.2. Distribución de los cuatro cuadrados de 0,5 x 0,5 m para el inventario de bellotas.

Determinación de la procedencia regenerativa y biomasa de “individuos” de las tres especies objetivo

Para el muestreo de regeneración se establecieron tres transectos de las mismas características que el representado en la figura 6.1, pero eliminando el último cuadrado situado a 60 m del borde del bosque, por lo que se inventariaron un total de 7x3 =21 inventarios de 2 x 2 m. El muestreo de regeneración se llevó a cabo desde finales de febrero hasta comienzos de mayo de 2008.

Cada inventario de 2 x 2 m se subdividió en 4 cuadrantes, cada uno de ellos con una superficie de 1 m² (Figura 6.3). Dentro de cada cuadrante de 1 m² se descalzaron todos los individuos de las tres especies estudiadas (*Quercus petraea*, *Cytisus scoparius* y *Genista florida*), pero si el número de individuos era muy elevado, cada cuadrante se subdividía en 4 de 0,25 m² y se descalzaban todos los individuos incluidos en dos de ellos (Figura 6.3).

Para cada individuo descalzado (excavado) se analizó *in situ* su procedencia regenerativa (semilla o rebrote). Posteriormente, en el laboratorio se separaron la parte aérea de la subterránea de aquellos individuos que fueron extraídos enteros, es decir, sin que se rompiera su raíz en el proceso. Tras secado en estufa de aire forzado a 80 °C durante 24 h horas (hasta conseguir peso constante; Fernández Santos *et al.* 2004), y pesado en balanza de precisión, se estimó su biomasa aérea y subterránea.

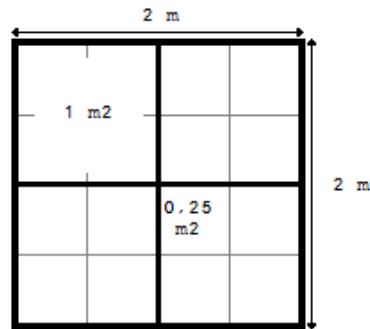


Figura 6.3. División de cada inventario de 2 x 2 m en cuadrantes de 1m² para facilitar el muestreo.

Tratamiento estadístico

El análisis χ^2 se ha empleado para comprobar la independencia o no entre diferentes variables, expresadas en porcentajes, relativas a las bellotas reclutadas en el transecto fijo: 1) porcentaje de bellotas y posición; 2) porcentaje de bellotas con diferente estado aparente de salud (sanas y deterioradas) y posición; 3) viabilidad y estado de salud aparente de las bellotas; y 4) posición y viabilidad de las bellotas.

Para los análisis de contrastes de hipótesis de igualdad de medias se hizo uso de la estadística paramétrica, siempre que los datos cumplieran los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Para comparar más de dos grupos de datos se usó el ANOVA de una vía, seguido de los contrastes a posteriori con el test de Tuckey, y para comparar dos grupos de datos se usó el test de la t de Student. Para la verificación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad se utilizaron las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente (Guisande *et al.* 2011). En caso de que los datos no cumplieran las asunciones de normalidad y homocedasticidad, se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis para comparar más de dos grupos de muestras independientes (seguido del test U de Mann Whitney con la corrección de Bonferroni para las comparaciones por pares), y el test de la U de Mann-Whitney para comparar dos grupos de datos independientes.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA), excepto los análisis χ^2 que se realizaron con el programa estadístico R (versión 2.15.3; R Development Core Team 2013).

Resultados

Reclutamiento de individuos de las tres especies. Transecto fijo

Al representar el incremento de individuos de *Q. petraea* que se van incorporando con el tiempo en el transecto fijo, sin diferenciar posiciones (Figura 6.4a), se aprecia que la mayor tasa de reclutamiento tiene lugar en primavera. Todas las incorporaciones tienen lugar dentro del bosque, en las parcelas 1 y 2, situadas respectivamente a 5 y 1 m de distancia al borde entre el bosque y la mina. En los siguientes meses se producen algunas muertes y en otoño se produce la incorporación de dos nuevos individuos en P1. Por tanto, la época del año más adecuada para estudiar la regeneración de esta especie parece ser después de la primavera, aunque al haber alguna incorporación en el otoño siguiente, en este estudio se ha optado por comenzar el muestreo de regeneración en invierno, para dejar tiempo también a que se produjeran las incorporaciones tardías.

El incremento de individuos de *Cytisus scoparius* se produce sobre todo en verano y a finales del otoño (Figura 6.4b). Esta tendencia se aprecia tanto para el conjunto de los inventarios del transecto fijo, sin diferenciar posiciones (Figura 6.4b), como en la zona de mina. Si se consideran únicamente los inventarios tomados en el bosque no ocurre lo mismo, ya que el número de individuos desciende a lo largo del tiempo, siendo el descenso más marcado en los meses de mayo y octubre, y no se han contabilizado nuevas incorporaciones durante el tiempo de seguimiento. Por tanto, en general, también parece adecuado el invierno como época para abordar el estudio de la regeneración de *C. scoparius*, una vez producidas las incorporaciones de verano y otoño.

G. florida tiene un comportamiento parecido al del *Cytisus scoparius*, en cuanto a la tasa de reclutamiento, con tendencias opuestas en el bosque y en la mina; mientras que en el bosque hay un descenso del número de individuos hacia el verano, y no se han detectado nuevas incorporaciones, en la mina el número de individuos aumenta con el paso del tiempo, siendo más alta la tasa de reclutamiento en primavera y sobre todo en otoño. Si se analiza el transecto de forma conjunta (Figura 6.4c), sin diferenciar entre bosque y mina, se aprecian dos épocas en las incorporaciones de individuos de esta especie, primavera y otoño. Por lo que parece adecuado el invierno como época para abordar el estudio de su regeneración.

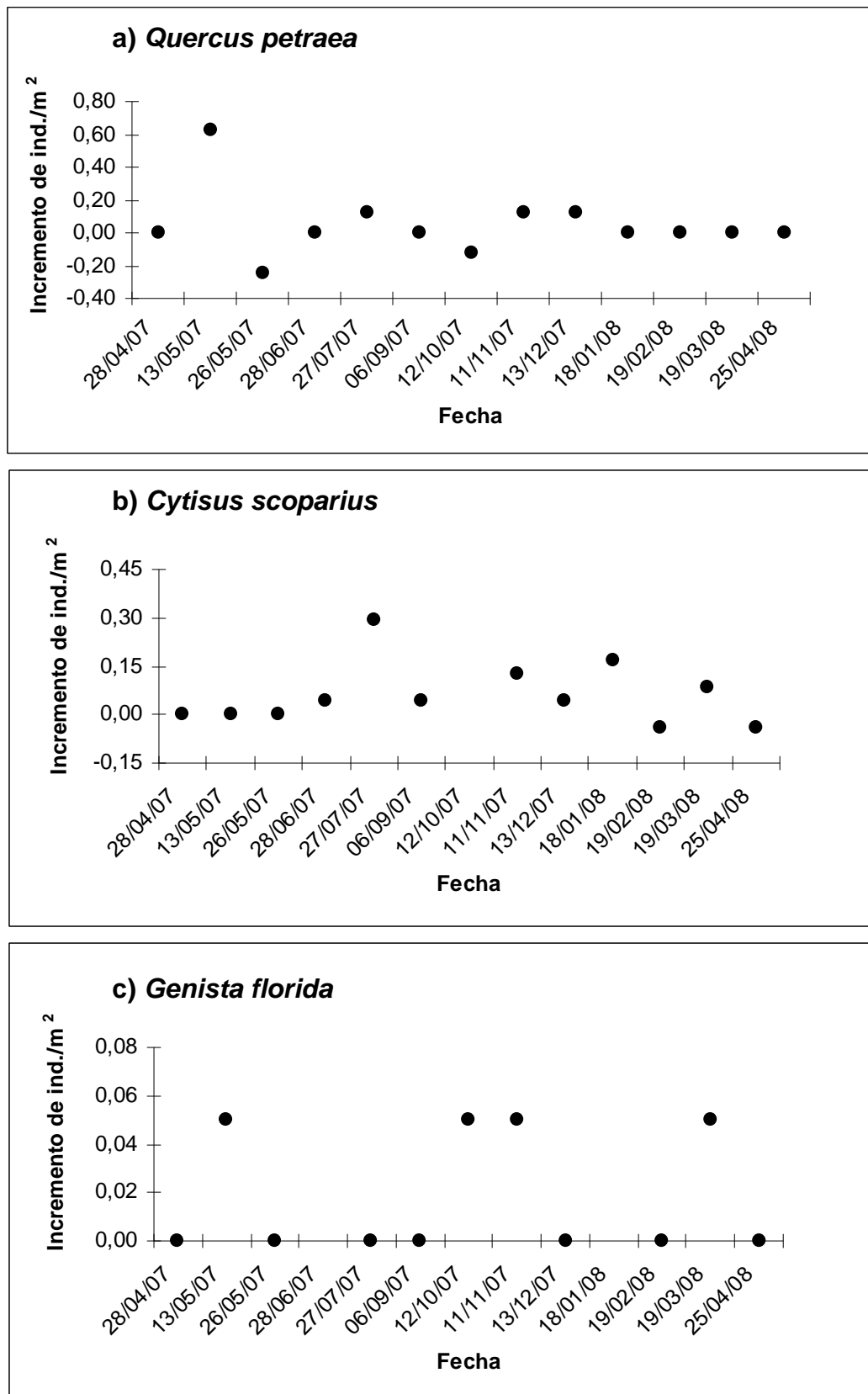


Figura 6.4. Incremento total de individuos por m², a lo largo del tiempo de seguimiento para el conjunto del transecto fijo: (a) *Quercus petraea*, (b) *Cytisus scoparius* y (c) *Genista florida*.

Densidad de bellotas de roble albar y viabilidad

En las proximidades del transecto fijo, se encontraron un total de 11 bellotas distribuidas en las primeras cuatro posiciones establecidas: los dos inventarios fijados dentro del bosque y los dos primeros fijados en el área minera (Figura 6.5). La mayoría de las bellotas se localizan en las posiciones 2 y 3, situadas a 1 m de distancia a ambos lados del borde del bosque, por lo que se ha encontrado dependencia entre la posición y el porcentaje de bellotas presentes ($\chi^2 = 48,27$; $df = 3$; $p < 0,0001$).

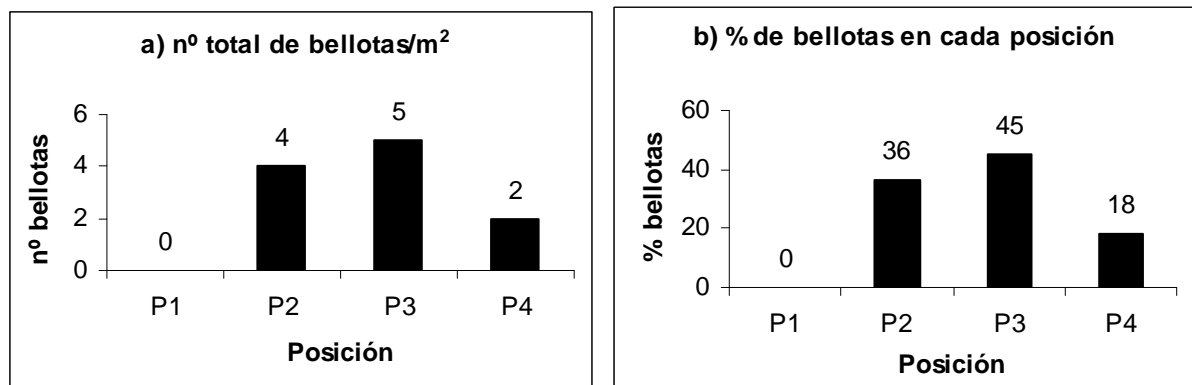


Figura 6.5. Distribución de las bellotas: **(a)** en número total/m² y **(b)** en porcentaje, en las distintas posiciones del transecto fijo en las que se encontraron. P1 = en el bosque a 5 m del borde; P2 = en el bosque a 1 m del borde; P3 = en la mina a 1 m del borde; P4 = en la mina a 5 m del borde.

Del total de bellotas encontradas, un 36% no presentaban daños externos y se las denominó “sanas”, el 64% restante presentaban algún signo de daño externo y se las denominó “deterioradas”. Al analizar el porcentaje de cada tipo (sanas o deterioradas) que se encuentra en cada posición (Figura 6.6), se obtiene independencia entre las variables “posición” (una vez eliminada la posición 1 en la que no se encontraron bellotas) y “estado de salud aparente de las bellotas” ($\chi^2 = 3,71$; $df = 2$; $p = 0,156$); es decir, el mayor o menor porcentaje de bellotas sanas y/o deterioradas no parece ser función de la posición que ocupan sobre el terreno.

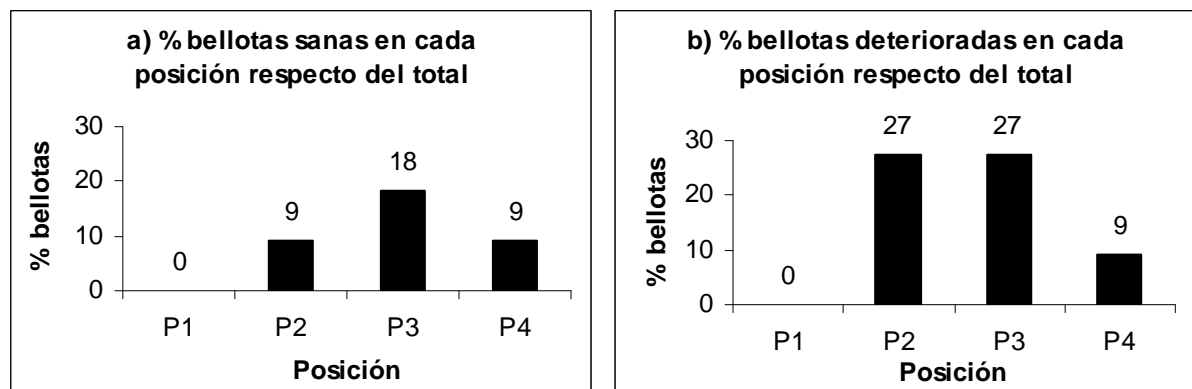


Figura 6.6. Porcentaje de bellotas “sanas” **(a)** y “deterioradas” **(b)** en cada posición respecto del total.

En cuanto a la viabilidad sin diferenciar la posición, el 64% del total de las bellotas fueron capaces de germinar, el 75% de las consideradas sanas y el 57% de las consideradas deterioradas. En el análisis χ^2 se obtuvo que las variables “viabilidad” y “estado de salud aparente de las bellotas” son independientes ($\chi^2 = 0,0035$; $df = 2$; $p = 0,953$); es decir, que el estado de salud aparente de las bellotas no condiciona su viabilidad.

En la figura 6.7 se recogen los porcentajes de bellotas viables y no viables en las distintas posiciones en las que se encontraron. El 100% de las bellotas recolectadas en la posición más alejada del borde del bosque (posición 4) fueron viables, así como el 80% de las bellotas recolectadas de la posición anterior (posición 3). Sin embargo, fue en las bellotas recolectadas dentro del bosque en las que se recoge la menor tasa de viabilidad (25%), que se da además entre las bellotas con aspecto inicial sano. Cuando se aplica el test χ^2 para comprobar la independencia de las variables “posición” (una vez eliminada la posición 1 en la que no se encontraron bellotas) y “viabilidad de las bellotas”, se puede concluir que ambas variables no son independientes ($\chi^2 = 38,72$; $df = 2$; $p < 0,0001$); es decir, que la viabilidad de las bellotas depende de la posición (micro-ambiente) que ocupan sobre el terreno en el campo.

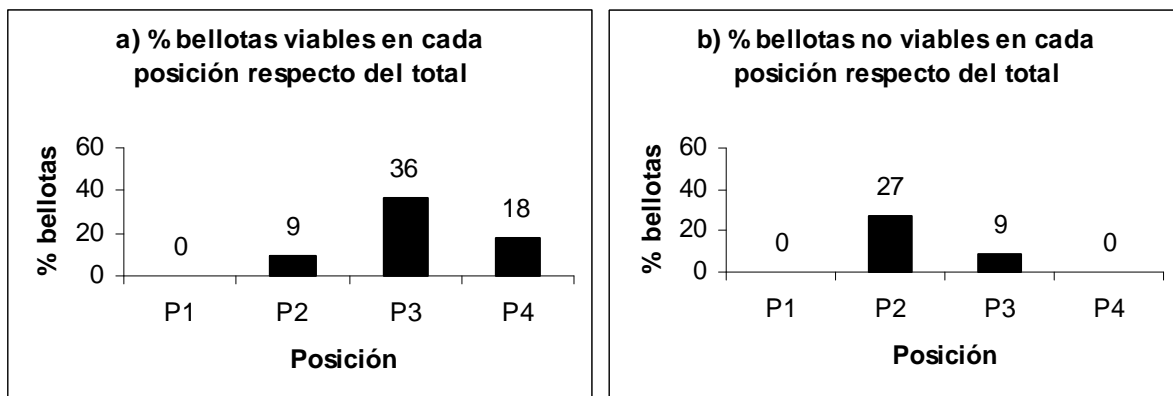


Figura 6.7. Porcentaje de bellotas que germinaron (a) o no (b) en cada posición, respecto del total.

Estrategias de propagación de las tres especies

Quercus petraea

La densidad media de robles encontrada en las subparcelas excavadas difiere de forma estadísticamente significativa en función de la posición a lo largo de los transectos (test de Kruskal-Wallis: $H=9,59$; $df=3$; $p < 0,02$; Figura 6.8a), aunque no se detectan diferencias estadísticamente significativas entre las dos posiciones existentes dentro de cada ambiente (bosque, mina; Figura 6.8a). Por tanto, las diferencias entre posiciones se deben realmente a la pertenencia a uno u otro

ambiente ($6,3 \text{ ind/m}^2$ frente a $1,2 \text{ ind/m}^2$ en bosque y mina, respectivamente; test U de Mann-Whitney: $U=72,5$; $p<0,001$; Figura 6.8b).

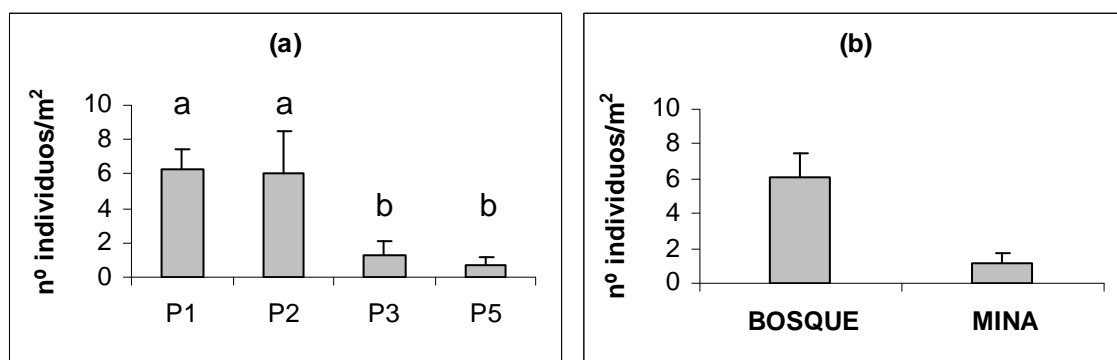


Figura 6.8. Densidad media y error estándar de los robles encontrados en función: **(a)** de la distancia al borde del bosque ($n = 12$), y **(b)** del ambiente (bosque o la mina; $n= 24$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre posiciones con el test U de Mann-Whitney, tras aplicar la corrección de bonferroni. P1 = en el bosque a 5 m del borde; P2 = en el bosque a 1 m del borde; P3 = en la mina a 1 m del borde; P5 = en la mina a 10 m del borde.

En cuanto a las estrategias de regeneración, se ha encontrado que, en el área de estudio, *Q. petraea* se regenera a partir de bellota en ambos ambientes y únicamente dentro del bosque se ha constatado regeneración vegetativa (Figura 6.9 y Figura 6.A2 en anexo fotográfico). El porcentaje de robles procedente de bellota no difiere entre posiciones (test de Kruskal-Wallis: $H=3,61$; $df=3$, $p=0,31$; Figura 6.9a), ni entre ambientes (89% frente a 100% en bosque y mina, respectivamente; test U de Mann-Whitney: $U=30$; $p=0,17$; Figura 6.9b). La regeneración vegetativa, aunque escasa, queda restringida al ambiente del bosque (11%) y difiere significativamente de la regeneración vía germinativa, tanto dentro del bosque en su conjunto ($U=27$; $p<0,001$; Figura 6.9b) como diferenciando posiciones dentro del bosque (P1: $U= 3,971$; $p<0,001$; P2: $U= 13$; $p<0,015$; Figura 6.9a).

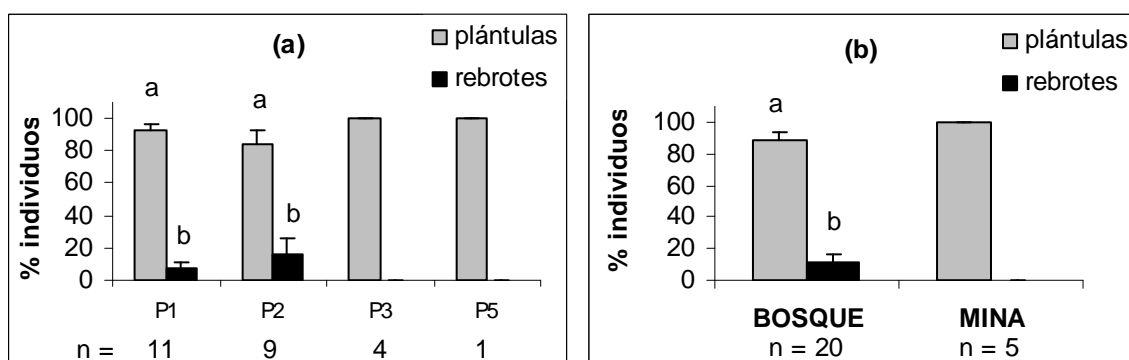


Figura 6.9. Porcentaje de robles procedentes de cada vía regenerativa (media y error estándar), en función: **(a)** de la distancia al borde del bosque, y **(b)** del ambiente (bosque o mina). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tipos de regeneración en cada posición del bosque (P1 y P2) y en el ambiente de bosque en su conjunto con el test U de Mann-Whitney.

La contribución de la vía germinativa a la biomasa aérea no difiere entre ambientes (88% en el bosque frente a 100% en la mina; test U de Mann-Whitney: $U=4,5$; $p=0,13$; Figura 6.10), y en el bosque, donde se ha encontrado regeneración vegetativa, la contribución de la vía vegetativa a la biomasa aérea es significativamente menor que la de la vía germinativa (12% frente a 88%; $t=7,57$; $p<0,001$).

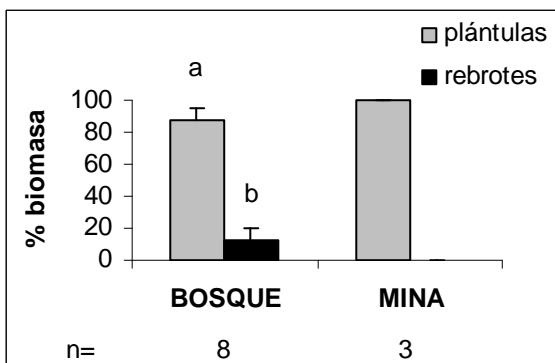


Figura 6.10. Porcentaje medio y error estándar de la biomasa aérea aportada por cada vía regenerativa, en función del ambiente. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tipos de regeneración en el bosque.

Por otro lado, al analizar la relación entre la biomasa aérea y subterránea de los individuos de cada vía regenerativa, únicamente se encuentran diferencias estadísticamente significativas en función de la posición para los robles procedentes de bellota (test de Kruskal-Wallis: $H=10,3$; $df=3$; $p=0,016$; Figura 6.11a), pero no para los procedentes de rebrote ($t=0,127$; $p=0,902$; Figura 6.11a). Sin embargo, no se encuentran diferencias significativas en dicha relación en función de la pertenencia al bosque o la mina para los robles procedentes de bellota (0,33 frente a 0,24 respectivamente; test de la U del Mann Whitney: $U=480,5$; $p=0,213$), aunque la tendencia es a que dicha relación disminuya en el ambiente de mina.

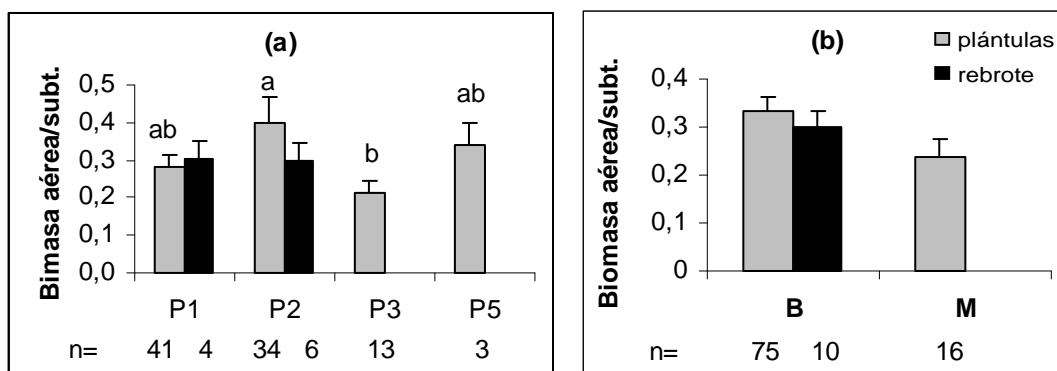


Figura 6.11. Relación entre la biomasa aérea y subterránea (g de peso seco) de cada vía regenerativa en función: **(a)** de la distancia al borde del bosque, y **(b)** del ambiente bosque o la mina; se representa el valor medio y error estándar para un número distinto de individuos en cada caso (n). Letras diferentes indican diferencias significativas con el test U de Mann-Whitney, tras aplicar la corrección de Bonferroni.

En las posiciones P1 y P2 del bosque en las que se ha dado regeneración por ambas vías, la relación entre la biomasa aérea y la subterránea no difiere entre individuos procedentes de bellota o de rebrote (P1: $U=52$, $p=0,23$; P2: $U=83$, $p=0,47$; Figura 6.11a), como tampoco para el bosque en su conjunto (0,33 frente a 0,30 respectivamente; test U de Mann-Whitney: $U=342$; $p=0,65$; Figura 6.11b).

Finalmente, si se compara la relación biomasa aérea/subterránea de los robles descalzados en este estudio procedentes de bellota con los de vivero disponibles de un estudio paralelo (Figura 6.12), se encuentran diferencias estadísticamente significativas (test de Kruskal-Wallis: $H=43,2$; $df=2$; $p<0,0001$). Parece existir una tendencia a que dicho cociente disminuya a medida que aumenta el estrés ambiental, desde el ambiente del vivero ($V: 0,59\pm 0,03$) al de mina ($M: 0,24\pm 0,03$), ocupando el bosque ($B: 0,33\pm 0,03$) una posición intermedia, aunque la relación biomasa aérea/subterránea en bosque y mina no difieran con significación estadística

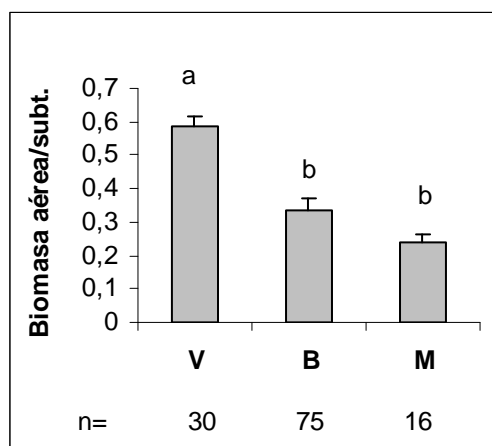


Figura 6.12. Relación entre la biomasa aérea y subterránea (g de peso seco) para los robles procedentes de bellota en función del ambiente (vivero, bosque, mina); se representa el valor medio y error estándar para un número distinto de individuos en cada caso (n). Letras diferentes indican diferencias significativas con el test U de Mann-Whitney, tras aplicar la corrección de Bonferroni.

Cytisus scoparius

La densidad media de individuos de *Cytisus scoparius* encontrada en las subparcelas escavadas difiere de forma estadísticamente significativa en función de la posición (test de Kruskal-Wallis: $H=35,24$; $df=6$; $p<0,001$; Figura 6.13a); se observa un incremento de la densidad de individuos de *C. scoparius* al aumentar la distancia al borde del bosque hasta aproximadamente los 12 m de distancia (P5), para luego descender. También se detectan diferencias estadísticamente significativas al comparar la densidad en el bosque y en la mina (test de Mann-Whitney: $U=259$; $p<0,0001$; Figura 6.13b), siendo mucho más abundantes en la mina ($8,2 \text{ ind/m}^2$ en el bosque frente a $0,5 \text{ ind/m}^2$ en la mina).

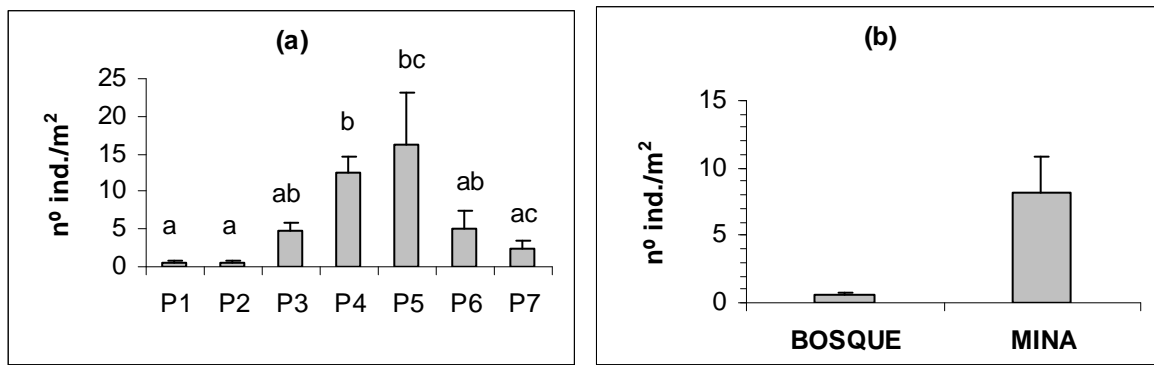


Figura 6.13. Densidad media y error estándar de individuos de *C. scoparius* en función: **(a)** de la distancia al borde del bosque ($n = 12$), y **(b)** del ambiente (bosque o la mina; $n = 24$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre posiciones con el test U de Mann-Whitney, tras aplicar la corrección de bonferroni.

En cuanto a las estrategias de regeneración, el 100% de los individuos de *C. scoparius* provienen de semilla en la zona de estudio (ver Figura 6.A3 en anexo fotográfico), no habiéndose encontrado ningún ejemplar que se hubiera regenerado por vía vegetativa.

Por otro lado, al analizar la relación entre biomasa aérea y subterránea a nivel de individuo, se encuentran diferencias estadísticamente significativas en función de la posición (test de Kruskal-Wallis: $H=87,82$; $df=6$; $p<0,0001$; Figura 6.14a) y del ambiente, diferenciando en este caso entre los ambientes de: bosque (P1, P2), mina próxima a bosque (P3, P4 y P5) y mina alejada de bosque (P6 y P7) (test de Kruskal-Wallis: $H=63,74$; $df=2$; $p<0,0001$; Figura 6.14b). Estos resultados indican que el cociente biomasa-aérea/biomasa-subterránea para esta especie aumenta significativamente cuando las plantas se encuentran en las escombreras de carbón a más de 20 m del borde del bosque (P6-P7; Figura 6.14b).

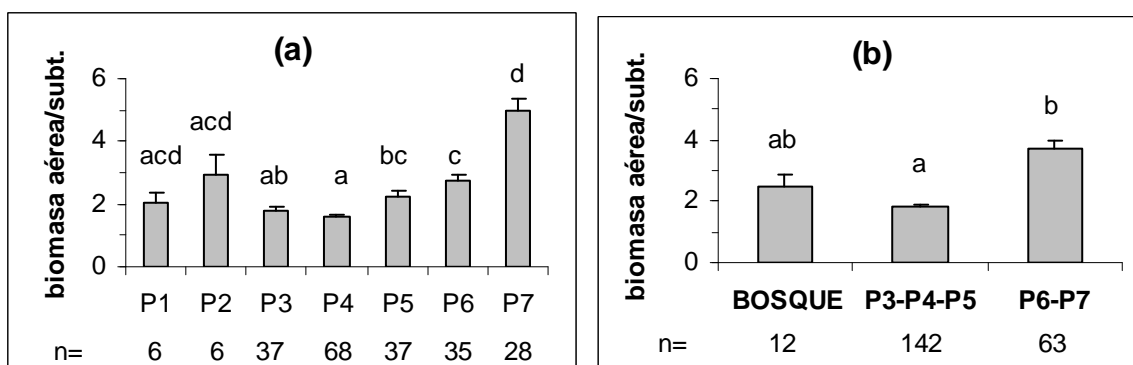


Figura 6.14. Relación entre la biomasa aérea y la subterránea (g de peso seco) de las plantas de *C. scoparius*, en función: **(a)** de la distancia al borde del bosque, y **(b)** del ambiente de bosque (P1, P2), mina próxima a bosque (P3, P4 y P5) y mina alejada de bosque (P6 y P7); se representa valor medio y error estándar para un número distinto de individuos en cada caso (n). Letras diferentes indican diferencias significativas con el test U de Mann-Whitney tras aplicar la corrección de Bonferroni.

Genista florida

No se han encontrado diferencias estadísticamente significativas en la densidad de individuos de *G. florida* en función de la posición (test de Kruskal-Wallis: $H=2,98$; $df=5$; $p=0,70$), y tampoco se aprecia que tenga una tendencia definida (Figura 6.15a). Al comparar la densidad entre los ambientes de bosque y mina, sí que parece haber un mayor número de individuos fuera del bosque (Figura 6.15b), aunque la diferencia no es estadísticamente significativa ($0,4 \text{ ind./m}^2$ en el bosque frente a $0,6 \text{ ind./m}^2$ en la mina; test U de Mann-Whitney: $U=490,5$; $p=0,307$).

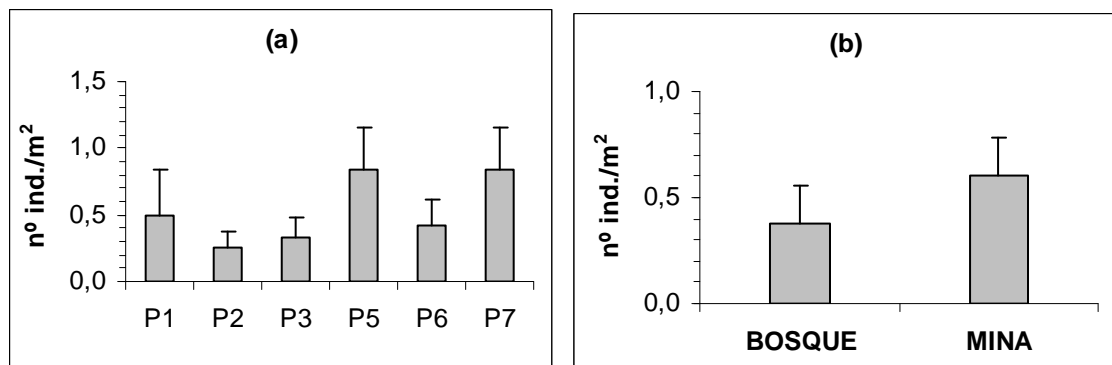


Figura 6.15. Densidad media y error estándar de los individuos de *G. florida* encontrados en función: **(a)** de la distancia al borde del bosque ($n=12$), y **(b)** del ambiente de bosque o mina ($n=24$).

En cuanto a las estrategias de regeneración, se ha encontrado que, en el área de estudio, *G. florida* se regenera a partir de semillas en ambos ambientes y únicamente en la posición 7, situada en la mina a 40 m de distancia del borde del bosque, se han encontrado individuos de *Genista florida* procedentes de rebrote de raíz lateral (Figura 6.16 y Figura 6.A4 en anexo fotográfico). El porcentaje de individuos de *Genista florida* que proceden de semilla no difiere entre posiciones (test de Kruskal-Wallis: $H=3,8$; $df=5$; $p=0,58$; Figura 6.16a), ni entre ambientes (100% en bosque frente a 96% en mina; test U de Mann-Whitney: $U=51$; $p=0,84$; Figura 6.16b). La regeneración vegetativa, aunque escasa, queda restringida al ambiente de mina y difiere significativamente de la regeneración vía germinativa, tanto dentro de la mina en su conjunto (3,7% de los individuos proceden de rebrote frente al 92,3% que proceden de semilla; $U=1$; $p<0,001$; Figura 6.16b) como para la posición 7 de la mina en particular (13% de los individuos proceden de rebrote frente al 87% que proceden de semilla; $t= 3,89$; $p<0,005$; Figura 6.16a). La vía vegetativa constituye tan sólo el 7% de la biomasa aérea total en el ambiente de mina considerado en su conjunto, mientras que representa el 71% en la posición 7 de la mina.

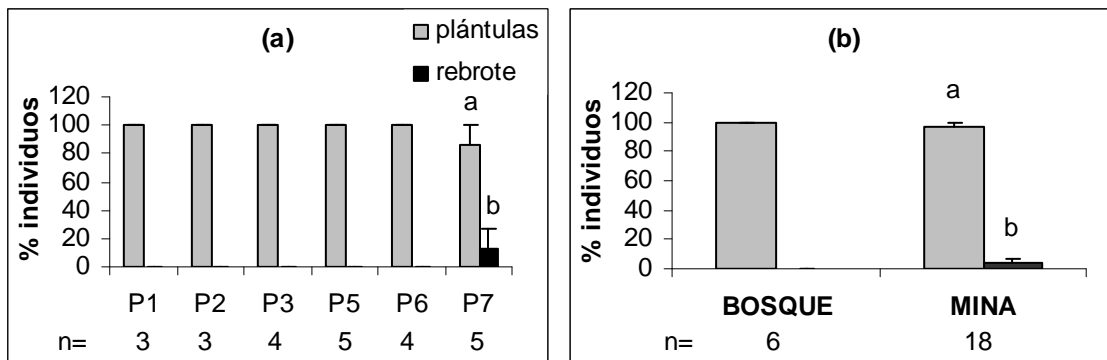


Figura 6.16. Porcentaje de individuos de *G. florida* procedentes de cada vía regenerativa en función: (a) de la distancia al borde del bosque, y (b) del ambiente. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tipos de regeneración en la posición 7 y en el ambiente de mina en su conjunto.

Por otro lado, al analizar la relación entre la biomasa aérea y subterránea de los individuos de *G. florida* procedentes de semilla (Figura 6.17) no se encuentran diferencias estadísticamente significativas en función de la distancia al borde del bosque ($F_{[4,15]} = 1,59$; $p=0,23$; Figura 6.17a), aunque parece que la relación aumenta al alejarse del borde del bosque, tanto hacia la mina como hacia el bosque, siendo en las posiciones de la mina más alejadas del bosque (20 y 40 m) en las que la biomasa de raíces es menor en relación con la biomasa aérea. Sin embargo, diferenciando tres ambientes (Figura 6.17b), sí que se encuentran diferencias probablemente significativas ($F_{[2,17]} = 3,35$; $p= 0,06$). Esto evidencia una posible tendencia al aumento de la relación biomasa-aérea/subterránea dentro de la mina al aumentar la distancia al borde del bosque. No ha sido posible calcular la relación entre la biomasa aérea y subterránea para los individuos procedentes de semilla en la posición 2 del bosque, ni para los individuos procedentes de rebrote en la posición 7 de la mina, al no haber sido capaces de extraer toda la raíz de dichos individuos.

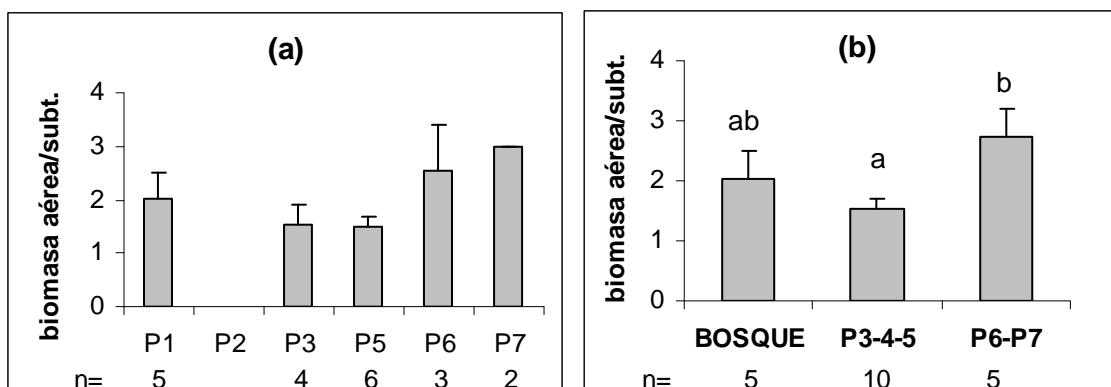


Figura 6.17. Relación entre la biomasa aérea y la subterránea (g de peso seco) de los individuos de *Genista florida* procedentes de semilla, en función: (a) de la distancia al borde del bosque, y (b) del ambiente de bosque (P1, P2), mina próxima a bosque (P3, P4 y P5) y mina alejada de bosque (P6 y P7); se representa valor medio y error estándar para un número distinto de individuos en cada caso (n). Letras diferentes indican diferencias significativas con el test de Tuckey. No ha sido posible calcular la relación entre la biomasa aérea y subterránea para los individuos procedentes de rebrote al no haber sido posible extraer toda la raíz.

Discusión

Reclutamiento de individuos de las tres especies objetivo

Quercus petraea

Toda la regeneración de *Quercus petraea* registrada en el transecto fijo tiene lugar dentro del bosque. Esto parece normal ya que es una especie que en sus primeras etapas de vida necesita sombra, y ésta se la proporciona el dosel del bosque. Además, las bellotas se dispersan por gravedad (barocoria), una vez alcanzada la madurez a finales de septiembre principios de octubre (López González 2007), en un proceso que rara vez aleja las bellotas del árbol productor (Müller *et al.* 2007), a no ser en bosques ubicados en laderas de cierta pendiente, o bien por la acción de algunos dispersantes, en particular por arrendajos y roedores como el ratón de campo (Gómez *et al.* 2003, 2008; Den Ouden *et al.* 2005).

El mayor número de incorporaciones se produce en el mes de mayo, es decir, en primavera. Estas incorporaciones son debidas a la germinación de bellotas que cayeron en el otoño anterior (en 2006) y que han tardado un tiempo en germinar. Sin embargo, en los siguientes meses parecen ser vulnerables a la sequía estival (Jordano *et al.* 2002) o a la mayor depredación por parte de los animales (Gómez *et al.* 2003), y se producen algunas muertes. Posteriormente, en otoño de 2007 se produce la incorporación de dos nuevos individuos. De haber continuado más tiempo con el seguimiento del transecto fijo es probable que hubiéramos encontrado nuevas incorporaciones en primavera de 2008, teniendo en cuenta la gran producción de bellotas registrada el otoño anterior (de 2007). De hecho en abril de 2008 (el último mes de muestreo del transecto fijo) ya se podían observar algunas bellotas germinadas, aunque todavía no habían dado lugar a nuevos robles. Estos resultados indican, por tanto, que la época del año más adecuada para estudiar la regeneración de esta especie parece ser después de la primavera, puesto que en ella se produce la mayor tasa de reclutamiento.

Conviene destacar que, en cualquier caso, las incorporaciones de individuos de *Q. petraea* que se han producido en el transecto fijo son bajas, si se comparan con otras zonas del área de estudio. Por eso se realizó el inventario de bellotas en la proximidades del transecto fijo. El bajo número de bellotas registrado explica el bajo número de incorporaciones de robles cuantificado. Es decir, que no se produjeron pocas incorporaciones de robles debido a una mortalidad excesiva de bellotas, sino a que cayeron pocas en la zona inventariada. Esto indica la gran heterogeneidad espacial que se da en el área de estudio en cuando al reclutamiento de nuevos individuos de roble albar. En concreto, la mayoría de las bellotas se localizan en las posiciones 2 y 3, situadas a 1 m de distancia a ambos lados

del borde del bosque. Esto puede deberse a la topografía del terreno; el borde del bosque se encuentra en una posición más baja, provocando que las bellotas rueden hacia allí.

En cuanto a la viabilidad de las bellotas inventariadas en las proximidades del transecto fijo, los resultados indican que el aspecto de salud aparente de las bellotas no condiciona su viabilidad (potencialidad para germinar), ya que más de la mitad de las bellotas que presentaban peor aspecto fueron viables. Por el contrario, la posición (micro-ambiente) en la que se encuentran las bellotas a lo largo del transecto fijo sí condiciona su viabilidad, siendo las bellotas recolectadas dentro del bosque las que muestran menor tasa de viabilidad, que además presentan en su mayoría un aspecto inicial sano. Este resultado sugiere que quizás sea en el bosque donde existe un mayor efecto predador de bellotas, por la mayor actividad animal que alberga (Hardt & Forman 1989; Milder *et al.* 2015), que puede contribuir a deteriorar más seriamente las bellotas impidiendo su germinación, es decir, condicionando su viabilidad (Gómez *et al.* 2003). En otras especies de *Quercus* se ha cuantificado mayor consumo de bellotas en zonas de cobertura densa que en las zonas abiertas (Pérez-Ramos *et al.* 2008a,b). Esto último, junto con los cambios en la viabilidad llevan a pensar que, en estudios más amplios (más superficie y mayor nº de bellotas), la tasa de reclutamiento, en valores relativos (nº de plántulas/ nº de bellotas que llegan), puede ser mayor en las zonas de mina que en el bosque. Estas nuevas hipótesis serán consideradas en futuros estudios.

Cytisus scoparius

Para esta especie la mayor incorporación de individuos se produce a partir del mes de julio de 2007, es decir en verano, y a finales del otoño, tanto para el conjunto de los inventarios del transecto fijo sin diferenciar posiciones, como en la zona de mina. Este resultado tiene sentido, teniendo en cuenta que la especie comenzó a florecer en mayo de 2007 y los primeros frutos aparecieron en junio de 2007, aunque las legumbres se abrieron lanzando las semillas a finales de primavera, principios del verano en el área de estudio (observación personal). La mayor parte de las semillas de esta especie suelen estar en estado de dormición, pero un pequeño porcentaje no lo están y pueden germinar (Tárrega *et al.* 1992; Rivas *et al.* 2006), incluso si hay estrés hídrico (Taboada *et al.* 2009), aunque normalmente las leguminosas germinan más cuando hay agua en el medio (Fenner & Thompson 2007; Baskin & Baskin 2014); en el año de estudio apenas llovió en verano pero hubo abundantes lluvias otoñales.

Sin embargo, si se consideran únicamente los inventarios tomados en el bosque se observa una tendencia inversa, ya que el reclutamiento de individuos de *C. scoparius* desciende a lo largo del tiempo, siendo menor en los meses de mayo y octubre de 2007, es decir en primavera y otoño de

2007. Posiblemente el diferente comportamiento de la especie, en cuanto a su tasa de reclutamiento, esté relacionado con el micro-hábitat en el que se encuentra, ya que las condiciones ambientales que la especie soporta dentro del bosque son muy distintas a las que tiene que resistir en el área minera. Se sabe que *C. scoparius* es una especie que prefiere los claros y bordes de los bosques (Oria de Rueda 2003), más que los ambientes de bosque espesos. Por lo que tiene sentido que el reclutamiento de individuos sea más activo en los espacios más abiertos que reciben mayor cantidad de luz (Capítulo 3; Milder *et al.* 2013). Sin embargo en el bosque, el periodo de menor reclutamiento de *C. scoparius* coincide con el de mayor reclutamiento de *Q. petraea*, pudiendo ser la competencia entre ambas especies la explicación, ya que en condiciones de bosque posiblemente compiten mejor las plántulas de roble que las de *C. scoparius*. Según algunos autores, las especies mesófilas (en este caso *Q. petraea*) son buenas competidoras en la porción aérea y pueden sobrevivir mejor en ambientes productivos que las xerófilas (en este caso *C. scoparius*), peores competidoras en la porción aérea en estos ambientes (Canadell & Zedler 1995; Weber *et al.* 2008; Madrigal-González *et al.* 2014).

Por tanto, para la especie *C. scoparius* también parece adecuado el invierno como época para abordar el estudio de su regeneración; una vez producidas las incorporaciones de verano y otoño.

Genista florida

G. florida tiene un comportamiento parecido al del *Cytisus scoparius*, en cuanto a la tasa de reclutamiento, con tendencias opuestas en el bosque y en la mina, posiblemente por las mismas razones expuestas anteriormente. Mientras que en el bosque hay un descenso del reclutamiento hacia el verano, en la mina el número de individuos aumenta con el paso del tiempo, siendo más alta la tasa de reclutamiento en otoño. Las semillas de esta especie también suelen estar en estado de dormición al dispersarse inicialmente, pero un pequeño porcentaje no lo está y pueden germinar (Tárrega *et al.* 1992). Ahora bien, en la mina el reclutamiento tiene lugar preferentemente en otoño, más tarde que para *C. scoparius*, debido tal vez a que esta especie florece posteriormente a *C. scoparius* (en junio de 2007; observación personal), y a que necesita mayor disponibilidad de agua para germinar, pues es más sensible al estrés hídrico (Taboada *et al.* 2009); como se ha mencionado anteriormente, apenas llovió en ese verano mientras que en otoño la precipitación fue muy abundante.

En el bosque el reclutamiento tiene lugar en primavera, probablemente de semillas del banco del suelo producidas en años anteriores y que no están dormidas, como se ha visto en estudios de laboratorio para *C. scoparius* (Valbuena & Trabaud 2001); después desciende a lo largo del tiempo a

la vez que aumenta el reclutamiento de *Q. petraea*, como sucede con *C. scoparius*. Parece pues que las plántulas de esta especie de matorral también tienen menos habilidad competitiva que las del roble en el ambiente de bosque.

Si se analiza el transecto de forma conjunta, sin diferenciar entre bosque y mina, se aprecian también dos épocas en las que las incorporaciones de individuos de esta especie son más numerosas; se trata de primavera (para la zona de bosque) y otoño (para la zona de mina) de 2007. Por lo que de nuevo también parece adecuado el invierno como época para abordar el estudio de su regeneración; una vez producidas las incorporaciones de primavera y otoño.

Mecanismos de regeneración

Quercus petraea

En este estudio se ha constatado que la densidad media de robles encontrada en las subparcelas excavadas difiere con significación estadística en función de la posición a lo largo de los transectos, por el hecho de pertenecer al bosque o a la mina, ya que dentro del bosque y dentro de la mina no se encuentran diferencias entre posiciones. La tendencia decreciente de la densidad de robles a lo largo del gradiente bosque-mina se ha descrito ya en el capítulo 3 de la Tesis (Milder *et al.* 2013) y se explica, en mayor medida, por el mecanismo primario de dispersión barócora de *Q. petraea*, que determina un descenso en la densidad a medida que aumenta la distancia a la fuente de semillas (Müller *et al.* 2007). Pasados los primeros cinco metros de distancia al borde del bosque (P1), la presencia de plantas de roble puede deberse más bien a un mecanismo secundario de dispersión por animales (zoocoria), en particular por arrendajos y roedores como el ratón de campo (Gómez *et al.* 2003, 2008; Den Ouden *et al.* 2005).

En cuanto a las estrategias de regeneración del roble albar, destaca con diferencia la vía germinativa, habiéndose encontrado únicamente en el bosque regeneración a partir de rebrote de raíz lateral, que representa tal sólo el 11% del número total de individuos y el 12% de la biomasa total. En los escasos estudios en los que se ha cuantificado la contribución de la vía vegetativa de esta especie a la biomasa total (Rodríguez Calcerrada *et al.* 2008), los valores son también casi despreciables si se compara con otras especies del mismo género (para *Quercus pyrenaica* la biomasa procedente de regeneración vegetativa representa el 28% de la biomasa aérea total).

En cuanto a la relación entre biomasa aérea y subterránea, parece existir una tendencia a disminuir en los individuos del ambiente de mina respecto a los del bosque, aunque la diferencia no sea estadísticamente significativa. La ausencia de significación estadística posiblemente se deba al

escaso número de robles descalzados en el área minera, debido a la menor densidad de los mismos en esa zona. Sería interesante incrementar en un futuro el número de robles descalzados en el área minera, y comprobar entonces si se encuentra significación estadística en el resultado. También sería conveniente analizar de nuevo esta variable una vez clasificados los individuos en grupos de edad, pues la edad también puede influir en la relación entre la biomasa aérea y la subterránea en las especies de *Quercus* (González-Rodríguez *et al.* 2009), y en el caso particular de plántulas de hasta 2 años la relación entre la biomasa aérea y la subterránea puede depender en gran medida del tamaño de la bellota (Quero *et al.* 2007, 2008).

El descenso en la relación biomasa aérea/subterránea de los individuos de *Q. petraea* en la mina respecto a los del bosque podría relacionarse con el incremento del estrés hídrico en el ambiente de mina, debido a la baja capacidad de retención de humedad de los sustratos mineros (López-Marcos 2012). De modo que bajo condiciones de mayor estrés hídrico las plantas de roble invertirían más en el desarrollo de la parte subterránea que es la que les permite acceder al recurso limitante (Aranda *et al.* 2014) De hecho, el cociente biomasa aérea/subterránea obtenido para los robles inventariados en este estudio es inferior al que presentan los robles de 1 savia cultivados en vivero. En el bosque dicho cociente toma un valor de 0,33 y en la mina de 0,24, mientras que para los robles de vivero dicho cociente toma un valor de 0,59. Esto sugiere que en condiciones de campo (más estresantes que las de vivero) los robles tienden a incrementar la biomasa subterránea, reduciéndose así el cociente biomasa-aérea/subterránea, mientras que en condiciones controladas de vivero los robles invierten más en biomasa aérea.

En cualquier caso, el ratio biomasa aérea/subterránea obtenido en este estudio, tanto en campo como en vivero, sigue siendo inferior al obtenido por Rodríguez Calcerrada *et al.* (2008) para la misma especie ($1,06 \pm 0,05$) y para *Quercus pyrenaica* ($0,65 \pm 0,07$). Los robles tienen una proporción de biomasa subterránea respecto a la aérea que oscila entre 1:1 y 5:1 en ambientes mediterráneos (Jackson *et al.* 1996; Cañellas & San Miguel 2000), y en torno a 1:3 en robledales templados (Mokany *et al.* 2006).

Cytisus scoparius y *Genista florida*

La densidad media de individuos de *Cytisus scoparius* encontrada en las subparcelas excavadas es significativamente menor en el bosque que en la mina y en ésta se observa un incremento de la densidad al aumentar la distancia al borde del bosque hasta aproximadamente los 12 m (P5), para luego descender. *Genista florida* también muestra menor densidad en el bosque que en la mina, aunque la diferencia no es estadísticamente significativa, pero dentro de la mina su densidad no

muestra una tendencia clara. Estos resultados deben interpretarse con precaución pues se han obtenido a partir de tan solo tres transectos y la distribución espacial de las leñosas, especialmente de *G. florida*, es muy heterogénea, tanto en el bosque como especialmente en la mina (Alday *et al.* 2015). En el primer estudio llevado a cabo en la zona considerando 23 transectos (Capítulo 3; Milder *et al.* 2013), ambas especies muestran una respuesta similar (aunque la densidad de *C. scoparius* siempre es mayor que la de *G. florida*), con un incremento de la densidad desde el bosque hacia la mina hasta una distancia en la que alcanzan la máxima densidad (antes en el caso de *G. florida*, a los 10 m, que de *C. scoparius*, a los 15 m), para luego decrecer progresivamente de acuerdo con una respuesta unimodal asimétrica. Este patrón de densidad similar en ambas especies a lo largo del gradiente bosque-mina se relaciona con su preferencia por los bordes de bosque (Oria de Rueda 2003) y los espacios abiertos, como las minas caracterizadas por una mayor iluminación y menor humedad y fertilidad en el suelo (López-Marcos 2012; Milder *et al.* 2013). Ambas especies arbustivas se pueden considerar activas colonizadores de las escombreras y minas de carbón en el norte de Palencia (Alday *et al.* 2014, 2015; Torroba-Balmori *et al.* 2015), a pesar de ser menos abundante en el bosque adyacente (Milder *et al.* 2008, 2013, 2015).

En cuanto a las estrategias de regeneración, en este estudio *Cytisus scoparius* únicamente se regenera vía semilla, mientras que *Genista florida* muestra además regeneración vegetativa a partir de rebrote de raíz lateral, pero únicamente en la posición de la mina más alejada del bosque y siendo mucho menos importante que la vía germinativa, tanto en número de individuos (3,7% en la mina en su conjunto) como en biomasa (7% en la mina en su conjunto). No obstante, el bajo número de individuos de *G. florida* descalzados en este estudio nos impide afirmar con rotundidad que *G. florida* sólo se regenera vegetativamente en la mina. Sería recomendable repetir el muestreo de regeneración para esta especie, descalzando un mayor número de individuos para tener seguridad al afirmar que la regeneración vegetativa de esta especie queda restringida al área minera en la zona de estudio, y en particular a la posición más alejada del bosque.

En la literatura se encuentran referencias a la potencialidad de regeneración tras el fuego, tanto por vía germinativa como vegetativa, de ambas leguminosas arbustivas (Tárrega & Luis, 1988; Calvo *et al.* 1990; Tárrega *et al.* 1992; Herranz *et al.* 1996, 1998; Valbuena & Trabaud 2001; Paula *et al.* 2009) y en particular para *G. florida* (Tárrega & Luis 1988; Tárrega *et al.* 1992; Luis Calabuig *et al.* 2001; Núñez *et al.* 2003; Paula *et al.* 2009). Sin embargo, no se han encontrado estudios que cuantifiquen la importancia de las dos vías regenerativas. Si hay datos, para ambas especies, en cuanto al número de individuos tras el fuego (Herranz *et al.* 1996), y se han estudiado también los efectos de las altas temperaturas sobre la germinación (Tárrega *et al.* 1992; Rivas *et al.* 2006). Por

tanto, este estudio parece ser el primero en España en el que se cuantifica la importancia de las dos vías regenerativas para las dos especies, tanto en número de individuos como en biomasa, y no en respuesta al fuego.

En este estudio, se ha visto que la vía de regeneración más importante para ambas especies es la germinación de semillas, la única para *C. scoparius* y la más importante para *G. florida*, tanto en número de individuos como en biomasa. Por tanto, *C. scoparius* en estas zonas se comporta como “germinador obligado” y *G. florida* prácticamente también. Tal vez la respuesta vegetativa tenga lugar tras una perturbación que destruya la biomasa aérea (fuego, corte, alto consumo por herbívoros, etc.), porque para otras especies de matorral de leguminosas se ha visto que apenas hay rebrote sin destrucción de la parte aérea y sí lo hay cuando ésta se destruye (ver Fernández-Santos & Gómez-Gutiérrez 1994 para *Cytisus oromediterraneus*, y Fernández-Santos *et al.* 1999 para *Cytisus multiflorus*). No obstante, incluso tras una perturbación que destruya biomasa aérea, la misma especie rebrota o no según otros factores, como la edad de las plantas quemadas, la altitud, etc. (ver Fernández-Santos *et al.* 2004 para *Cytisus oromediterraneus*). Esto nos obliga a reflexionar con más calma sobre qué circunstancias particulares se dan en la posición de la mina más alejada del bosque (P7) para que sea la única en la que se ha encontrado regeneración vegetativa para *G. florida*, si es que realmente sólo se diera en dicha posición.

En cualquier caso, en otras zonas de la península ibérica, Herranz *et al.* (1996, 1998) señalan la vía germinativa como el principal mecanismo de regeneración tras el fuego para ambas especies, aunque no aportan datos de cuánto supone cada una de las vías regenerativas. Rivas *et al.* (2006) también consideran a *C. scoparius* como germinadora obligada y parece comportarse como tal en su respuesta a las altas temperaturas.

En otros ecosistemas mediterráneos, fuera de España, donde se ha introducido *C. scoparius*, esta especie se comporta como germinadora obligada, es decir, se regenera sólo a partir de semillas (Parker 1997; Rees & Paynter 1997; Peterson & Prasad 1998). Mientras que Bossard & Rejmanek (1994) hacen referencia a su capacidad para rebrotar y al efecto negativo del corte al final de la estación seca en la tasa de rebrote, así como al incremento de la germinación cuando el suelo es perturbado.

Las plántulas que se han cuantificado en este estudio lo normal es que procedan de semillas de las plantas de matorral grandes existentes en la zona de estudio, tanto en bosque como en mina. Porque estas plantas grandes pueden dispersar sus semillas por deiscencia explosiva, como han señalado otros autores para *C. scoparius* (Bossard 1990, 1993; Smith & Harlen 1991; Paynter *et al.* 1996). Para *C. multiflorus* se ha visto que las semillas llegan hasta más de 3 m desde la planta madre

y que una sola planta puede sembrar un área de 50 m² (Moreno-Marcos *et al.* 1992; Fernández-Santos *et al.* 1999). También puede haber habido dispersión secundaria, principalmente por hormigas (ver Bossard 1991 para *C. scoparius*), como se ha visto también para otras especies del mismo género (ver Moreno-Marcos *et al.* 1992; Fernández-Santos *et al.* 1999 para *C. multiflorus*). Las semillas podrían incluso proceder de un hipotético banco en el suelo, como se ha visto en otras zonas para matorrales de leguminosas (Fernández-Santos *et al.* 1999; Valbuena & Trabaud 2001). Sin embargo, los suelos empleados en el recubrimiento de los estériles de carbón en el norte de Palencia tienen un banco muy pobre, y entre las especies registradas no aparece ninguna de los matorrales que más activamente colonizan las minas restauradas (González-Alday *et al.* 2009), posiblemente porque no se trata de tierra vegetal sino de sedimentos profundos carentes de semillas, siendo las aportadas por el estiércol utilizado en su enmendado las que se registran en el banco (González-Alday *et al.* 2009). Lo más probable, por tanto, es que las primeras plántulas en la zona minera, las que dieron lugar a las plantas grandes actuales, llegaran mediante dispersión secundaria biótica o abiótica en las zonas más interiores de la mina, primando el mecanismo de dehiscencia explosiva en el borde de la mina próximo al bosque.

En otros estudios se ha visto que la gran mayoría de las semillas de estas especies están en dormición y que aumenta mucho el porcentaje de germinación si se someten a altas temperaturas (Tárrega *et al.* 1992; Rivas *et al.* 2006). En la zona de estudio no ha habido incendios por lo que las germinaciones pueden proceder del pequeño porcentaje de semillas de estas especies que no están dormidas dentro de las que se producen cada año (Tárrega *et al.* 1992; Rivas *et al.* 2006), o de las que se van acumulando en el banco del suelo con el tiempo (Valbuena & Trabaud 2001). Para otras especies de matorral también se ha visto que un pequeño porcentaje de las semillas producidas cada año no están dormidas (Añorbe *et al.* 1990; González-Rabanal & Casal 1995), como tampoco las del banco del suelo (Moreno-Marcos *et al.* 1992; Fernández-Santos *et al.* 1999). Además, puede haber otros mecanismos que rompan la dormición de las semillas en ambientes sin cubierta vegetal (Keeley 1977; Baker 1989; Fenner & Thompson 2007; Baskin & Baskin 2014), como puede ser el contraste entre temperaturas extremas en zonas con escasa biomasa aérea, sugerido para poblaciones de *C. multiflorus* (Fernández-Santos *et al.* 1999).

En cuanto a la relación entre biomasa aérea y subterránea, para ambas leguminosas arbustivas se observa un incremento dentro de la mina al aumentar la distancia al borde del bosque. Este resultado contradice nuestra hipótesis inicial de que la situación de mayor estrés, al que se ven sometidas las plantas en los espacios abiertos y sobre un sustrato peor, debería favorecer su inversión en biomasa radicular frente a la aérea.

Ahora bien, es probable que la explicación se relacione con la menor competencia interespecífica entre las raíces en el ambiente de mina, por la menor densidad de leñosas, lo que puede contribuir a un mayor desarrollo de la parte aérea. En el ambiente de mina no hay árboles cuyas raíces podrían competir con los arbustos, y las raíces de las herbáceas son mucho más cortas. Además, habría que tener en consideración la edad de las plantas de ambos arbustos, puesto que la edad también podría influir en la relación biomasa-aérea/biomasa-subterránea, como se ha indicado anteriormente para el caso de las especies del género *Quercus*. Por tanto, queda abierta esta futura línea de trabajo, en la que se reanalizarían los datos una vez clasificados los individuos en grupos de edad.

Conclusiones

1. La época del año más adecuada para estudiar la regeneración de las tres especies leñosas seleccionadas, activas colonizadoras de las escombreras de carbón en el noroeste de la provincia de Palencia, parece ser el invierno, una vez que se han producido las incorporaciones de primavera (especialmente en el caso de *Q. petraea*), verano (especialmente en el caso de *C. scoparius*) y otoño (especialmente en el caso de *G. florida*).
2. La baja tasa de incorporaciones de individuos de *Q. petraea* en el transecto fijo se explica por el bajo número de bellotas registrado, cuya viabilidad no parece estar relacionada con su aspecto aparente de salud, pero sí depende de la posición (micro-ambiente) que ocupan sobre el terreno en el campo.
3. La mayor parte de la regeneración de *Quercus petraea* tiene lugar dentro del bosque y, en menor medida, en los primeros doce metros del área minera. El mayor porcentaje de individuos proceden de bellota, tanto en el bosque como en la mina, y únicamente en el bosque se da regeneración vegetativa de la especie, a partir de rebrote de raíz lateral. También la contribución de la vía germinativa a la biomasa total es la más importante en ambos ambientes.
4. Por el contrario la regeneración de *C. scoparius* es mayor en el área minera y aumenta al aumentar la distancia al bosque hasta aproximadamente los 12 m de distancia, para luego descender. Se regenera exclusivamente por vía germinativa (a partir de semilla) en ambos ambientes.
5. A diferencia de las otras dos especies estudiadas, *Genista florida* no muestra diferente intensidad de regeneración en función del ambiente (bosque, mina). Se regenera mayoritariamente vía germinativa (a partir de semilla), y únicamente en la mina, concretamente a 40 m de distancia del bosque, se regenera vegetativamente a partir de raíces laterales (13,3% de los individuos, 71% de

la biomasa en posición 7; 3,7% de los individuos y 7% de la biomasa total en la mina en su conjunto). No obstante, el escaso número de individuos de esta especie descalzados en este estudio impide obtener resultados concluyentes.

6. Únicamente en el caso de los individuos de *Q. petraea* parece existir una tendencia a reducir la relación entre la biomasa aérea y la subterránea al pasar del ambiente de bosque al de la mina. Posiblemente la ausencia de significación estadística en los resultados se deba al escaso número de robles descalzados en el área minera debido a la menor densidad de los mismos en esa zona. Para las leñosas sub-arbóreas se observa, sin embargo, una posible tendencia a reducir la relación biomasa-aérea/subterránea en la mina junto al bosque y a aumentar dicha relación al aumentar la distancia al borde del bosque dentro de la mina.

Referencias bibliográficas

- A.E.E.T. 1997. **V Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terrestre**, Córdoba 14-17 de julio.
- A.E.E.T. 2001. **Simposio sobre "Restauración de Ecosistemas en Ambientes Mediterráneos. Posibilidades y Limitaciones"**, Alcalá de Henares 20-21 de septiembre.
- Alcalde Crespo, G. 2001. **Guardo-Cervera**. Colección "Comarcas Palentinas". Cálamo, Palencia.
- Alday, J.G., Santana, V.M., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2014. Shrub-induced understory vegetation changes in reclaimed mine sites. **Ecological Engineering**, 73: 691-698.
- Alday, J.G., Zaldívar, P., Torroba-Balmori, P., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Natural forest expansion on reclaimed coal mines in Northern Spain: the role of native shrubs as suitable microsites. **Environmental Science and Pollution Research**, doi: 10.1007/s11356-015-5681-2.
- Añorbe, M., Gómez-Gutiérrez, J.M., Pérez-Fernández, M.A. & Fernández-Santos, B. 1990. Influencia de la temperatura sobre la germinación de semillas de *Cytisus multiflorus* (L'Her) Sweet y *Cytisus oromediterraneus* Riv. Mar. **Studia Oecológica**, 7: 85-100.
- Aranda, I., Ramírez-Valiente, J.A. & Rodríguez-Calcerrada, J. 2014. Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*: variación inter- e intra-específica. **Ecosistemas**, 23: 27-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.05
- Bakker, H.G. 1989. Some aspects of natural history of seed banks, pp. 9-21. En: Leck, M.A., Parker, V.T. & Simpson, R.L. (eds.), **Ecology of the soil seed bank**. Academic Press, Inc, San Diego.
- Balaguer, L. 2002. Las limitaciones de la restauración de la cubierta vegetal. **Ecosistemas**, 1: 72-82.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 2014. **Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**. Academic Press, Elsevier.
- Bauer, H.J. 1973. Ten years' studies of biocenological succession in the excavated mines in the Cologne district, pp 271-284. En: Hutnik, R.J. & Davis, G. (eds.), **Ecology and reclamation of devastated land**. Gordon & Breach, New York.
- Bellingham, P.J. & Sparrow, A.D. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. **Oikos**, 89: 409-416.
- Bond, W.J. & van Wilgen, B.W. 1996. **Fire and Plants**. Chapman & Hall, London.

- Bossard, C.C. & Rejmanek, M. 1994. Herbivory, growth, seed production and resprouting of an exotic invasive shrub *Cytisus scoparius*. **Biological Conservation**, 67: 193-200.
- Bossard, C.C. 1990. Tracing of ant-dispersed seeds: a new technique. **Ecology**, 7: 2370-2371.
- Bossard, C.C. 1991. The role of habitat disturbance, seed predation, and ant dispersal on the establishment of the exotic shrub *Cytisus scoparius*. **American Midland Naturalist**, 126: 1-13.
- Bossard, C.C. 1993. Seed germination in the exotic shrub *Cytisus scoparius* (Scotch broom) in California. **Madroño**, 40: 47-61.
- Bradshaw, A.D. 1983. The reconstruction of ecosystems. **Journal of Applied Ecology**, 20: 1-17.
- Bradshaw, A.D. 1996. Underlying principles of restoration. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science**, 53(Suppl. 1): 3-9.
- Calvo, L., Tárrega, R. & Luis, E. 1990. Post-fire regeneration in *Quercus pyrenaica* ecosystems without surviving trees, C22-1-C.22-10.. **Proceedings of the International Conference on Forest Fire Research**. Coimbra (Portugal).
- Canadell, J. & López Soria, L. 1998. Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. **Functional Ecology**, 12: 31-38.
- Canadell, J. & Zedler, P.H. 1995. Underground structures of woody plants in Mediterranean ecosystems of Australia, California and Chile, pp. 177–210. En: Arroyo, M.T.K., Zedler, P.H. & Fox, M.D. (eds.), **Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia**. Springer, Berlin, DE.
- Cañellas, I. & San Miguel, A. 2000. Biomass of root and shoot systems of *Quercus coccifera* shrublands in Eastern Spain. **Annals of Forest Science**, 57:803-810.
- Cruz, A. & Moreno, J.M. 2001. Lignotuber size of *Erica australis* and its relationship with soil resources. **Journal of Vegetation Science**, 12: 373-384.
- Cruz, A., Pérez, B., Quintana, J.R. & Moreno, J.M. 2002. Resprouting in the Mediterranean-type shrub *Erica australis* affected by soil resource availability. **Journal of Vegetation Science**, 13: 641-650.
- Den Ouden, J., Jansen, P.A. & Smit, R. 2005. Jays, mice and oaks: predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in north-western Europe, pp 223-239. En: Forget, P.M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. & Vander Wall, S.B. (eds.), **Seed fate: predation, dispersal, and seedling establishment**. CABI Publishing, Wallingford.
- Fenner, M. & Thompson, K. 2007. **The Ecology of Seeds**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fernández Santos, B., Martínez-Ruiz, C., García, J.A. & Puerto, A. 2004. Postfire regeneration in *Cytisus oromediterraneus*: sources of variation and morphology of the below-ground parts. **Acta Oecologica**, 26: 149-156.
- Fernández Santos, B., Gómez-Gutiérrez, J.M. & Moreno-Marcos, G. 1999. Effects of disturbance caused by traditional Spanish rural land use on the regeneration of *Cytisus multiflorus*. **Applied Vegetation Science**, 2: 239-250.
- Fernández-Santos, B. & Gómez-Gutiérrez, J.M. 1994. Changes in *Cytisus balansae* populations after fire. **Journal of Vegetation Science**, 5(4): 463-472.
- García Fayos, P. (coord.) 2001. **Bases ecológicas para la recolección, almacenamiento y germinación de semillas de especies de uso forestal de la comunidad valenciana**. Banc de Llavors Forestals (Conselleria de Medi Ambient, Generalitat Valenciana), Valencia.
- Gómez, J.M., García, D. & Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. **Forest Ecology and Management**, 180: 125-134.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. **Oecologia**, 155: 529-537.
- González-Alday, J., Marrs, R. & Martínez-Ruiz, C. 2009. Soil seed bank formation during early revegetation after hydroseeding in reclaimed coal wastes. **Ecological Engineering**, 35: 1062-1069.

- González-Rabanal, F. & Casal, M. 1995. Effect of high temperatures and ash on germination of ten species from gorse shrubland. **Vegetatio**, 116: 123-131.
- González-Rodríguez, V., Villar, R. & Navarrocerrillo, R. 2009. Repoblación con semillas o plántulas: un experimento con encina y alcornoque, 9 pp. {Ref.: 5CFE01-331}. **Actas del 5º Congreso Forestal Español-Montes y Sociedad: Saber qué hacer**. Sociedad Española de Ciencias Forestales, Ávila.
- Guisande González C., Vaamonde Liste, A. & Barreiro Felpeto, A. 2011. **Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS**. Ediciones Días de Santos, Madrid.
- Hardt, R.A. & Forman, R.T.T., 1989. Boundary Form Effects on Woody Colonization of Reclaimed Surface Mines. **Ecology**, 70: 1252-1260.
- Herranz, J.M., Ferrandis, P. & Martínez Sánchez J.J. 1998. Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean species. **Plant Ecology**, 136: 95-103.
- Herranz, J.M., Martínez-Sánchez, J.J., De Las Heras, J. & Ferrandis, P. 1996. Stages of plant succession in *Fagus sylvatica* L. and *Pinus sylvestris* L. forest of Tejera Negra Natural Park (Central Spain), three years after fire. **Israel Journal of Plant Sciences**, 44: 347-358.
- IGME 1982. **Mapa geológico de España (1:50.000)**, 132:16-8.
- Jackson, R.B., Canadell, J., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E. & Schulze, E.-D. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. **Oecologia**, 108: 389-411.
- James, S. 1984. Lignotubers and burls—their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. **Botanical Review** 50: 225-266.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T. & Arroyo, J. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos ecofisiológicos y genéticos. **Ecosistemas**, 1:83-92.
- Keely, J.E. 1977. Seed production, seed populations in soil, and seedling production after fire for two congeneric pairs of sprouting and non-sprouting chaparral shrubs. **Ecology**, 58: 820-829.
- Lacey, C.J. 1983. Development of large plate-like lignotubers in *Eucalyptus botryoides* Sm. in relation to environmental factors. **Australian Journal of Botany**, 31: 105-118.
- López González, G. 2007. **Guía de árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares**. Mundi-Prensa, Madrid.
- López-Marcos, D. 2012. **Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España**. Trabajo Fin de Master. Universidad de Valladolid.
- Luis Calabuig, E., Tárrega, R., Calvo Galván, L., Valbuena Relea, L. & Marcos Porras, E. 2001. Fuego y paisaje en áreas de dominio del roble rebollo. **Ecosistemas** 1. ([URL:www.aeet.org/ecosistemas/011/investigacion.htm](http://www.aeet.org/ecosistemas/011/investigacion.htm)).
- M.A.P.A. 1991. **Caracterización agroclimática de la provincia de Palencia**. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.
- Madrigal-González, J., García-Rodríguez, J.A. & Zavala, M.A. 2014. Shrub encroachment shifts the bioclimatic limit between marcescent and sclerophyllous oaks along an elevation gradient in west-central Spain. **Journal of Vegetation Science**, 25: 514–524.
- Malanson, G.P. & O'Leary, J.F. 1985. Effects of the fire and habitat on post-fire regeneration in Mediterranean -type ecosystems: *Ceanothus spinosus* chaparral and Californian coastal sage scrub. **Acta Oecologica Plantarum**, 6: 169-181.
- Malanson, G.P. & Trabaud, L. 1989. Vigour of post-fire resprouting by *Quercus coccifera* L. **Journal of Ecology**, 76: 351-365.
- Mallik, A.U. & Gimingham, C.H. 1983. Regeneration of heathland plants following burning. **Vegetatio**, 53: 45-58.

- Mallik, A.U. & Gimingham, C.H. 1985. Ecological effect of heather burning. II Effects on seed germination and vegetative regeneration. **Journal of Ecology**, 73: 633-644.
- Martínez Ruiz, C., Fernández-Santos, B. & Gómez-Gutiérrez, J.M. 1996. Evaluación de impacto ambiental aplicada a las obras de infraestructura vial y minería a cielo abierto, en la Unión Europea, España y La Rioja. **Zubía**, 8: 205-226.
- Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2008. Influencia de la forma del borde del bosque en la colonización de leñosas: aplicaciones en restauración de escombreras mineras. **Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales**, 28: 259-264.
- Milder, A.I., Martínez-Ruiz, C. & Fernández-Santos, B. 2015. Forest edge shape influence on woody species colonization and forest expansion on degraded ecosystems. **Landscape Ecology** (en revisión).
- Milder, A.I.; Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Colonization patterns of woody species on lands mined for coal in Spain: preliminary insights for forest expansion. **Land Degradation and Development**, 24(1): 39-46.
- Mokany, K., Raison, R. & Prokushkin, A.S. 2006. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. **Global Change Biology**, 12:84-96.
- Moreno, J.M. & Oechel, W.C. 1991. Fire intensity and herbivory effects on postfire resprouting of *Adenostoma fasciculatum* in southern California chaparral. **Oecologia**, 85: 429-433.
- Moreno, J.M. & Oechel, W.C. 1993. Demography of *Adenostoma fasciculatum* after fires of different intensities in southern California chaparral. **Oecologia**, 96: 95-101.
- Moreno-Marcos, G.; Gómez-Gutiérrez, J.M. & Fernández-Santos, B. 1992. Primary dispersal of *Cytisus multiflorus* seeds. **Pirineos**, 140: 75-88.
- Moro, R. 1988. **Guía de los árboles de España**. Omega, Barcelona
- Müller, S.C., Overbeck, G.E., Pfadenhauer, J. & Pillar, V.D. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. **Plant Ecology**, 189: 1-14.
- Núñez, M.R., Bravo, F. & Calvo, L. 2003. Predicting the probability of seed germination in *Pinus sylvestris* L. and four competitor shrub species after fire. **Annals of Forest Science**, 60: 75-81.
- Oria de Rueda, J.A. 2003. **Los bosques de Castilla y León**. Ámbito, Valladolid.
- Parker, I.B. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. **Ecology**, 78: 1457-1470.
- Paula, S., Arianoutsou, M., Kazanis, D., Tavsanoğlu, Ç., Lloret, F., Buhk, C., Ojeda, F., Luna, B., Moreno, J.M., Rodrigo, A., Espelta, J.M., Palacio, S., Fernández-Santos, B., Fernandes P.M. & Pausas J.G. 2009. Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. **Ecology**, 90: 1420. <http://dx.doi.org/10.1890/08-1309.1> [Ecological Archives E090-094]
- Pausas, J.G. 1999. Mediterranean vegetation dynamics: modelling problems and functional types. **Plant Ecology**, 140: 27-39.
- Paynter, Q., Fowler, S., Hinz, H., Memmott, J., Shaw, R., Sheppard, A. & Syrett, P. 1996. Seed predation, seed banks and seed-limitation: are seed-feeding insects of use for the biological control of broom?, pp: 495-501. En: Moran, V.C. & Hoffmann, J.H. (eds.), **Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of weeds**. University of Cape Town, Stellenbosh, South Africa.
- Pérez-Ramos, I.M. & Marañón, T. 2008a. Factors affecting post-dispersal seed predation in two coexisting oak species: Microhabitat, burial and exclusion of large herbivores. **Forest Ecology and Management**, 255:3506-3514.
- Pérez-Ramos, I.M., Urbietta, I.R., Marañón, T., Zavala, M.A. & Kobe, R.K. 2008b. Seed removal in two coexisting oak species: ecological consequences of seed size, plant cover and seed-drop timing. **Oikos**, 117:1386-1396.

- Peterson, D.J. & Prasard, R. 1998. The biology of Canadian weeds. 109. *Cytisus scoparius* (L.) Link. **Canadian Journal of Plant Science**, 78:497-504.
- Quero, J.I., Villar, R., Marañón, T., Zamora R. & Poorter, L. 2007. Seed mass effects in four mediterranean *Quercus* species (Fagaceae) growing in contrasting light environments. **American Journal of Botany**, 94: 1795-1803.
- Quero, J.I., Villar, R., Marañón, T., Zamora, R., Vega, D. & Sack, L. 2008. Relating leaf photosynthetic rate to whole plant growth: drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species. **Functional Plant Biology**, 35: 725-737.
- R Development Core Team 2013. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL: <http://www.r-project.org>
- Ress, M. & Paynter, Q. 1997. Biological control of Scotch broom modelling the determinants of abundance and the potential impact of introduced insect herbivores. **Journal of Applied Ecology**, 34: 1203-1221.
- Rivas, M., Reyes, O. & Casal, M. 2006. Influence of heat and smoke treatments on the germination of six leguminous shrubby species. **International Journal of Wildland Fire**, 15: 73-80.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Pardos, J.A., Gil, L., Reich, P.B. & Aranda, I. 2008. Light response in seedlings of a temperate (*Quercus petraea*) and a sub-Mediterranean species (*Quercus pyrenaica*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. **Plant Ecology**, 195: 273-285.
- Smith, J.M.B. & Harlen, R.L. 1991. Preliminary observations on the seed dynamics of broom (*Cytisus scoparius*) at Barrington Tops, New South Wales. **Plant Protection Quarterly**, 6(2): 73-78.
- Soil Survey Staff 2010. **Keys to Soil Taxonomy** (11th ed.). United States Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Service. Washington, DC.
- Taboada Díaz, F.J., Cornide Paz, T. & Díaz Vizcaíno, E.A. 2009. Germinación de siete leguminosas arbustivas del NO de la Península Ibérica en un gradiente experimental de sequía, 12 pp. Ref: 5CFE01-034. En: **Montes y Sociedad: Saber qué hacer**. 5^a Congreso Forestal Español. S.E.C.F., Junta Castilla y León.
- Tárrega, R. & Luis, E. 1988. Sucesión post-fuego y mecanismos de supervivencia en comunidades de *Quercus pyrenaica* en la provincia de León. **Options Méditerranéennes. Série Séminaires**, 3: 137-140.
- Tárrega, R., Calvo, L. & Trabaud, L. 1992. Effects of high temperatures on seed germination of two woody Leguminosae. **Vegetatio**, 102: 139-148.
- Torroba-Balmori, P., Zaldívar, P., Alday, J.G., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Recovering *Quercus* species on reclaimed coal wastes using native shrubs as restoration nurse plants. **Ecological Engineering**, 77: 146-153.
- UMINSA 2000. Hidrosiembra. **Rozadora** (3^{er} trimestre): 22-26.
- Valbuena, L. & Trabaud, L. 2001. Contribution of the soil seed bank to post-fire recovery of a heatland. **Plant Ecology**, 152: 175-183.
- Vallejo, R., Cortina, J., Vilagrosa, A., Seva, J.P. & Alloza, J.A. 2003. Problemas y perspectivas de la utilización de leñosas autóctonas en la restauración forestal, pp. 11-42. En: Rey-Benayas, J.M., Espigares, T. & Nicolau-Ibarra, J.M. (eds.), **Restauración de Ecosistemas Mediterráneos**. Colección Aula Abierta de la Universidad de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares.
- Villar, P. 2003. Importancia de la calidad de planta en los proyectos de revegetación, pp. 65-86. En: Rey-Benayas, J.M., Espigares, T. & Nicolau-Ibarra, J.M. (eds.), **Restauración de Ecosistemas Mediterráneos**. Colección Aula Abierta de la Universidad de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares.
- Weber, P., Bugmann, H., Fonti, P. & Rigling, A. 2008. Using a retrospective dynamic competition index to reconstruct forest succession. **Forest Ecology and Management**, 254: 96-106.

Anexo fotográfico



Figura 6.A1. Vista del bosque de *Quercus petraea* en el área de estudio **(a)** y detalle de su regeneración en las proximidades de un ejemplar adulto **(b)**.

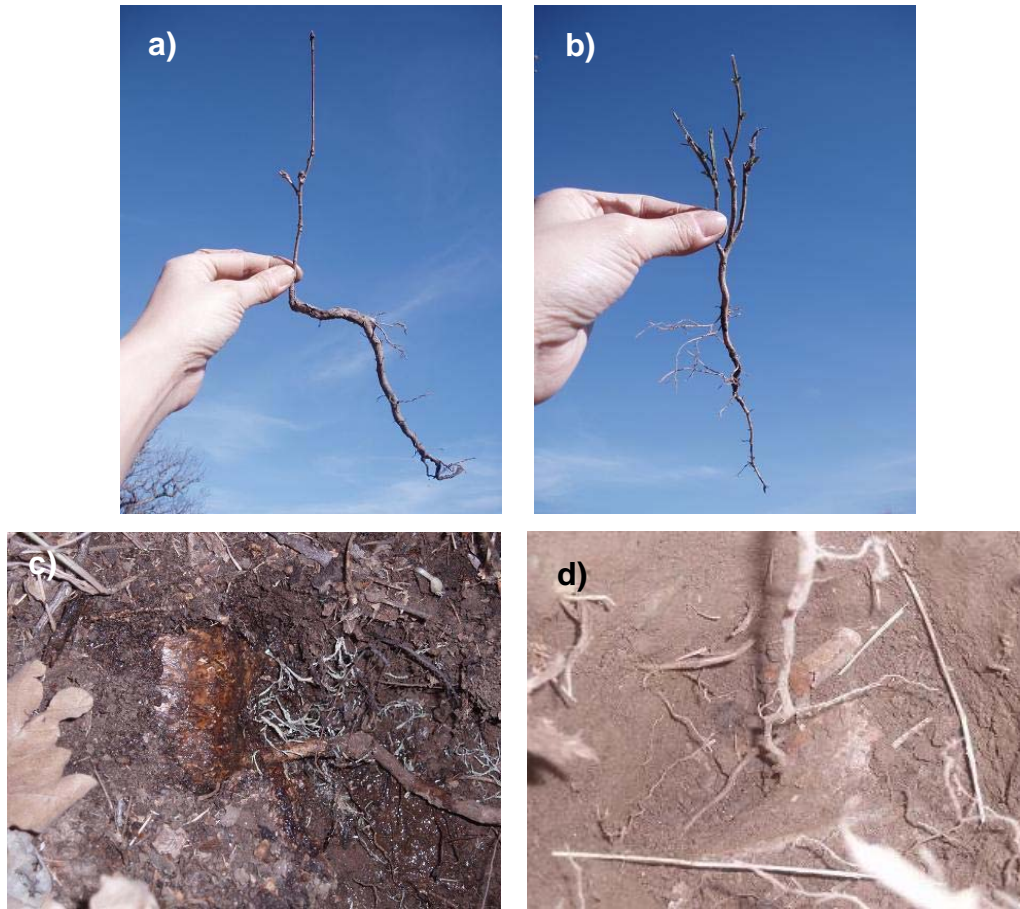


Figura 6.A2. Individuos de *Quercus petraea* procedentes de bellota (**a y b**) y procedentes de rebrote de raíz lateral (**c y d**), fotografiados tras ser excavados en el área de estudio.



Figura 6.A3. Individuos de *Cytisus scoparius* procedentes de semilla, fotografiados tras ser excavados en el área de estudio.



Figura 6.A4. Individuos de *Genista florida* procedentes de semilla, fotografiados tras ser excavados en el área de estudio.

Capítulo 7



Capítulo 7. Síntesis

En esta Tesis Doctoral se ha estudiado la colonización natural de leñosas en minas de carbón a cielo abierto restaurada en el norte de la provincia de Palencia, poniendo especial interés en la influencia de la forma del borde del bosque adyacente, en los procesos de facilitación leñosa-leñosa y en las estrategias de propagación de las principales especies colonizadoras. Se parte de la hipótesis de que la comprensión de estos procesos ecológicos es clave para explicar la dinámica de la colonización natural de leñosas en las minas de carbón restauradas y, en particular, la expansión de los bosques de quercíneas desde el borde adyacente. Se espera que el conocimiento derivado de esta Tesis permita establecer pautas de gestión que favorezcan la expansión de los bosques de quercíneas en las minas de carbón restauradas, imitando los procesos ecológicos naturales y acelerando la sucesión vegetal, y con ello conseguir el establecimiento más temprano de especies sucesionales tardías. Los principales resultados presentados en los capítulos del 3 al 6 se sintetizan a continuación:

Influencia de los factores abióticos y de la composición de leñosas del bosque adyacente

El patrón de colonización de las minas de carbón por parte de las especies leñosas parece estar condicionado por variaciones a pequeña escala en los factores abióticos, como son el incremento de pH, P, luz y el descenso del contenido en K, N, relación C/N, materia orgánica y humedad del suelo, a lo largo del gradiente bosque-mina, así como por la distancia a la fuente de propágulos (Capítulo 3). El gradiente en las condiciones ambientales desde el bosque a la mina determina diferencias en la composición de especies leñosas, desde las asociadas a bosques densos, húmedos y sombríos, que se encuentran sobre suelos ácidos y ricos, hasta las asociadas a las zonas abiertas de pastizal oligotrófico en el centro de las minas. Los resultados obtenidos en los capítulos 3 y 4 muestran que la colonización natural de leñosas en las minas a cielo abierto se concentra en las proximidades del borde del bosque (en los primeros 13 m; Capítulo 4), como también ocurre en otros ambientes (Hardt & Forman 1989), reduciéndose la colonización de forma logarítmica al aumentar la distancia al bosque. Esta tendencia se explica considerando determinadas propiedades de los ecotonos (Jordana & Arbea 1987), como son la mayor humedad relativa que en las zonas abiertas próximas, mayor diversidad y riqueza de fauna edáfica, mayor actividad biológica que genera, como consecuencia, mayores tasas de descomposición de materia orgánica, mayor tasa de estabilización y formación del suelo, etc. que conllevan un incremento en la biomasa y en la densidad de matorrales en el borde del bosque. Pero además, el tipo de dispersión también puede tener una gran influencia (Hardt & Forman 1989; Müller *et al.* 2007; Martínez-Ruiz & Marrs 2007).

La colonización natural de especies leñosas en las minas, como se ha visto en el capítulo 4, es bastante pobre en especies, y está dominada por *Cytisus scoparius* y *Genista florida* (dos especies de leguminosas no muy abundantes en el bosque), estando *Quercus petraea* (la especie más abundante en el borde del bosque) en tercer lugar de importancia (densidad). Además, como se esperaba, los resultados obtenidos en el capítulo 4 indican que la composición y abundancia de especies leñosas en el borde del bosque es un mal predictor de la composición e intensidad de la colonización en las minas, al igual que se ha documentado para otras zonas geográficas (Hardt & Forman 1989).

La escasa variedad de especies leñosas que colonizan activamente las minas se explica, en parte, por las características intrínsecas de las especies (modo de dispersión, tolerancia al estrés ambiental), pero también por las particulares propiedades de los suelos mineros, especialmente en lo que respecta a sus deficiencias nutricionales (capítulo 3), escasa profundidad y baja capacidad de retención de humedad (López-Marcos 2012). Además, el éxito en el establecimiento de las leñosas colonizadoras depende en gran medida de una buena germinación y baja mortalidad pre-reproductiva (Cruz-Padilla 1993) que, al mismo tiempo, están fuertemente condicionadas por la variación en los factores abióticos (Williams-Linera 1990; Cano *et al.* 2002). Por tanto, es posible que las especies que colonizan activamente las minas de carbón restauradas tengan nichos amplios (capítulo 3), debido a su tolerancia a diferentes regímenes lumínicos y porque ocupan ambientes perturbados con condiciones heterogéneas y variables (Martínez-Ruiz & Mars 2007; Martín-Sanz *et al.* 2015).

En los ecosistemas mediterráneos, como en nuestra área de estudio, la colonización depende en gran medida de la capacidad de las plántulas de soportar una combinación de perturbaciones y limitaciones como son, escasez de nutrientes y de agua, incendios y daños por herbivoría (Rodríguez *et al.* 2008). Por tanto, algunas especies mediterráneas al estar adaptadas a ambientes estresantes, presentan una baja respuesta a la limitada disponibilidad de recursos (Valladares *et al.* 2002; Chambel *et al.* 2005). Este parece ser el caso de *Cytisus scoparius* y *Genista florida*, que son especies mediterráneas que normalmente predominan en las fases de degradación del bosque, igual que parece ocurrir en la zona de estudio en la que son las más activas colonizadoras de las minas. Además, *Genista florida* presenta reproducción vegetativa en la zona de estudio (Capítulo 6), que es el método de expansión considerado de mayor éxito en minas de carbón restauradas en Alemania (Bauer 1973) y en Estados Unidos (Hardt & Forman 1989). Por su parte, *Cytisus scoparius* cuenta con la capacidad de establecerse en zonas perturbadas inmediatamente después de producirse la perturbación y cuenta con un crecimiento inicial muy rápido (Fogarty & Facelli 1999).

La baja presencia de *Q. petraea* puede deberse a su baja plasticidad fenotípica y a su escaso potencial de aclimatación a los incrementos de luz (Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2008). Es más, el establecimiento natural de *Q. petraea* en estas minas se ve limitado por tres aspectos: (1) los mecanismos de dispersión (barocoria y zoocoria; Muller *et al.* 2007; Gómez *et al.* 2003, 2008); (2) la sequía estival a la que hay que añadir la escasa capacidad de retención de humedad de los suelos mineros por falta de estructura (Alday *et al.* 2012); y (3) la herbivoría provocada por el ganado doméstico y animales salvajes (Torroba-Balmori *et al.* 2015). Debido a estos factores, el 94% de la colonización de *Q. petraea* se encuentra en los primeros 5 m de distancia al borde del bosque (Capítulo 4). Además, la mayor parte de los individuos de *Q. petraea* encontrados en la mina se encuentran bajo la influencia de *Genista florida* y *Cytisus scoparius*, especialmente en las zonas de las minas más alejadas del bosque adyacente, lo que indica que necesitan encontrar micrositios favorables bajo estos matorrales para poder germinar y establecerse de forma efectiva (Jordano *et al.* 2002; Alday *et al.* 2015).

Finalmente, hay que destacar que la intensidad de colonización de *Q. petraea* en las minas (capítulo 4) probablemente sea suficiente para garantizar la regeneración natural de esta especie en las minas restauradas en el norte de España, cuando se establezca bajo la protección de los matorrales (Alday *et al.* 2014, 2015).

Influencia de la forma del borde bosque-mina

En la colonización de leñosas

Otro importante aspecto a tener en cuenta, para comprender el patrón de distribución espacial de las leñosas colonizadoras de las minas de carbón, es la forma que presenta el borde del límite bosque-mina, ya que las condiciones microambientales de la mina son diferentes en función de la cantidad de bosque que se encuentre en las proximidades (Forman 1995). Se espera que las condiciones medioambientales sean mejores en los bordes cóncavos que están menos expuestos, mientras que las convexidades están expuestas por tres lados, y en consecuencia se podría tener una composición florística diferente en función de los distintos tipos de borde (Hardt & Forman 1989). Los resultados obtenidos en el capítulo 4 confirman esta hipótesis, ya que se ha encontrado un mayor número de especies colonizadoras (*Euonymus europaeus*, *Ligustrum vulgare* y *Sorbus aucuparia*), así como mayor intensidad de colonización de algunas especies leñosas en el entorno de las concavidades (*Cytisus scoparius*, *Crataegus monogyna* y *Rubus ulmifolius*). Además, la colonización de *Q. petraea* se concentra a menor distancia del bosque en las convexidades, mientras que en las concavidades alcanza una mayor distancia de colonización. Esta mayor colonización que se

produce en las concavidades genera una mayor densidad de individuos que proporciona alimento y refugio a los herbívoros (Hardt & Forman 1989), lo que a su vez puede favorecer la dispersión de semillas. Por tanto, se consideran los bordes cóncavos como bordes suaves (López-Barrera *et al.* 2007), que actúan como membranas permeables a los animales, incrementando la probabilidad de colonización de los robles y pudiendo acelerar la sucesión secundaria. Por el contrario, en los bordes convexos, que se consideran bordes abruptos, la escasa presencia de consumidores de bellotas se asocia al mayor riesgo de depredación por tratarse de áreas más expuestas. Esto explica los diferentes patrones de colonización encontrados para *Q. petraea* a lo largo de los bordes cóncavos y convexos.

En la actividad de los herbívoros ramoneadores

La intensidad y frecuencia de ramoneo se concentran a lo largo del borde del bosque disminuyendo, de forma logarítmica, al incrementarse la distancia al borde (Capítulo 4). Además, se ha observado que la mayor intensidad y frecuencia de ramoneo se produce en los bordes convexos y no en los cóncavos como se esperaba (Hardt & Forman 1989). Esto se explica teniendo en cuenta que la mayor parte de los individuos ramoneados son de *Q. petraea*, especie concentrada en zonas próximas a bordes convexos, en los que la densidad de *Cytisus scoparius* es más baja y, por tanto, su efecto protector sobre los robles frente al ramoneo es escaso. Por último, destacar que la especie más ramoneada es *Q. petraea* a pesar de que *Cytisus scoparius* es la especie más abundante en la mina. Esto sugiere que los herbívoros tienen preferencia por algunas especies leñosas, sobre todo aquellas con hojas blandas (Ammar *et al.* 2004) y éstas son las especies más ramoneadas, independientemente de su abundancia.

Expansión natural de los bosques de *Quercus petraea*

Influencia del ambiente en la densidad de robles

Los resultados de los capítulos 3 y 4 indicaban que, además del ambiente de bosque (posiciones 1-3 de los transectos de muestreo), existían dos ambientes diferenciables dentro de la mina (M1: posición 4 y M2: posiciones 5-6), en función de la distancia al borde del bosque y condicionados por el mayor o menor grado de cobertura de matorral. Como se esperaba, la densidad de robles se ve influida por los tres ambientes, disminuyendo considerablemente desde el bosque natural adyacente ($6,3 \pm 0,8$ ind/m²) hacia el ambiente de mina más alejado del bosque (M2: $0,25 \pm 0,1$ ind/m²). Estos resultados concuerdan con los obtenidos en el Capítulo 3, en el que se observa que el

94% de los robles que colonizan la mina se encuentran en los primeros 5 m de distancia al borde (ambiente de mina M1; $4,8 \pm 1,3$ ind/m²), lo que se explica, en parte, por los mecanismos de dispersión. Por una lado, la dispersión primaria barócora determina un descenso en la densidad a medida que aumenta la distancia a la fuente de semillas (Müller *et al.* 2007); mientras que la dispersión secundaria por animales (zoocoria; Gómez *et al.* 2003; Gómez *et al.* 2008; Den Ouden *et al.* 2005), explica la colonización a partir de los 5 m de distancia al borde del bosque. Además, la mayoría de plantas de roble en M1 y especialmente en M2 (>85%) se encuentran bajo la influencia de matorrales de *Cytisus scoparius* y *Genista florida*, lo que sugiere que las bellotas tienen que alcanzar en la mina micrositios favorables bajo matorrales para poder germinar y crecer, como se ha detectado en otras zonas (Gómez *et al.* 2008; Frouz *et al.* 2015).

Influencia de la cobertura de matorral en la densidad de robles en cada ambiente

Aunque en la mina la densidad de *Q. petraea* aumenta significativamente al aumentar el porcentaje de cobertura de matorral, en el ambiente más próximo al borde (M1) se nota la influencia del bosque en cuanto a protección y aporte de bellotas, por lo que también aparecen individuos de roble albar en zonas abiertas sin apenas cobertura de matorral (<25%). Sin embargo, en el ambiente de mina más alejado del bosque (M2) el mayor incremento de densidad de *Q. petraea* se produce para coberturas de matorral por encima del 75%. Por tanto, parece que en general los matorrales pioneros tienen un efecto positivo en la supervivencia y crecimiento inicial de las plantas (Gómez-Aparicio *et al.* 2004), al menos en los ambientes que presentan época de sequía durante el periodo de crecimiento (Castro *et al.* 2006). Esta sequía, de gran importancia como factor de estrés, hace que la mejora de las condiciones microclimáticas proporcionado por los matorrales sea un mecanismo clave para la facilitación (García 2001; Gómez *et al.* 2001; Castro *et al.* 2004; Gómez-Aparicio *et al.* 2005, 2008). Además, en la zona de estudio la escasa capacidad de retención de humedad de los suelos mineros (López-Marcos *et al.* 2013) se une al estrés hídrico debido a la sequía estival.

En el bosque, por el contrario disminuye la densidad de robles para coberturas de matorral superiores al 50%. Posiblemente, se debe a que las plántulas de *Q. petraea* se ven más favorecidas por las mejores condiciones ambientales que ofrece el bosque como conjunto, que por el efecto protector de los matorrales, de forma que las densidades más altas de roble se encuentran en ausencia de matorral, mientras que disminuye la densidad si el porcentaje de matorral es superior al 50%, posiblemente por un fenómeno de competencia. El exceso de sombra provocado por la suma de la sombra producida por los árboles grandes y los matorrales puede impedir que las plántulas de

roble albar encuentren las condiciones necesarias de luz para su correcto desarrollo, al ser una especie de media luz (Rodríguez *et al.* 2008).

Caracterización de micrositios favorables para el establecimiento de los robles en las minas

Los resultados obtenidos en el capítulo 5 corroboran la hipótesis de que la ubicación de las plantas de *Q. petraea* en ambos ambientes de mina está relacionada positivamente con los matorrales, ya que una mayor proporción de las plantas de roble se establecen de forma natural bajo matorrales en comparación con las áreas abiertas (85% vs. 15%). Algunas especies de matorral promueven islas de fertilidad en sus inmediaciones (Pajunen *et al.* 2012), modificando las condiciones medioambientales (Gómez-Aparicio *et al.* 2005) y favoreciendo el establecimiento de las bellotas y el crecimiento posterior de las plantas (Torroba-Balmori *et al.* 2015). En particular, García-Ibáñez (2001) ha detectado que *Cytisus scoparius* y *Genista florida* tienen un efecto positivo en la fertilidad y humedad del suelo.

El efecto positivo de los matorrales se produce por distintas características estructurales dependiendo del ambiente de mina considerado. El ambiente de mina próximo al bosque (M1) aun se ve influenciado por la cubierta del bosque, suavizándose la dureza ambiental, pero se produce un elevado consumo de bellotas y pisoteo de plantas producido por la intensa actividad animal (Milder *et al.* 2008), por lo que parece que lograr una mayor protección física de bellotas y plántulas es lo más importante (mayor influencia del grado de protección lateral del matorral). Al no necesitar un exceso de cobertura, se establecen bajo matorrales más altos, que aportan mayor disponibilidad de agua y nutrientes (Padilla & Pugnaire 2006). En el ambiente más alejado (M2), la abundancia de matorral, su altura y edad son menores (Milder *et al.* 2008) y en consecuencia, las condiciones ambientales no son tan benévolas como cerca del bosque. Por tanto, el éxito de establecimiento de las plántulas parece depender más de la mejora de esas duras condiciones abióticas (esto es, protección de la luz y mejora de la fertilidad del suelo y disponibilidad hídrica; Alday *et al.* 2014) que de la protección física.

Es interesante destacar que el efecto positivo de los matorrales sobre las plantas de roble albar aumenta desde M1 a M2, por lo que se acepta la hipótesis de que el efecto positivo de los matorrales aumenta a medida que el ambiente se hace más estresante; hipótesis del gradiente de estrés propuesto por Bertness & Callaway (1994). Por tanto, la posibilidad de usar plantas nodriza como método de restauración aumenta también con el incremento de la severidad ambiental, aunque quizás sea insuficiente cuando las condiciones sean particularmente estresantes (Alday *et al.* 2015).

Principales especies de matorral facilitadoras

La especie que con mayor frecuencia ejerce un efecto facilitador sobre *Q. petraea* en la mina (sobre todo en el ambiente más alejado del bosque, M2), es *Genista florida*, lo que podría deberse a que los individuos adultos son de mayor tamaño que los de *Cytisus scoparius* (Alday *et al.* 2015). Además, los matorrales de *Genista*, al ser más grandes, proporcionan mayor protección para los animales en relación con la dispersión secundaria de las bellotas (roedores, pájaros; Pérez-Ramos & Marañón 2008) y, por tanto, actúan como trampas que favorecen el establecimiento de plántulas (Padilla & Pugnaire 2006). Además, existen otros estudios en los que también se ha encontrado que son las especies leguminosas las que proporcionan el mayor efecto facilitador sobre la supervivencia de plántulas (Gómez-Aparicio *et al.* 2004), al mejorar la composición de nutrientes del suelo debido a la fijación de nitrógeno (Callaway 1995; Alpert & Mooney 1996; Franco-Piñaza *et al.* 1996; Gómez-Aparicio *et al.* 2004).

Efecto protector de los matorrales frente a la herbivoría

El número de individuos de *Q. petraea* afectados por la herbivoría disminuye según se incrementa la cobertura de matorral, en los dos ambientes de mina. Esto, unido a que *Q. petraea* es la especie con más daños por ramoneo (capítulo 4), sugiere que los herbívoros tienen preferencia por algunas especies de leñosas, principalmente aquellas con hojas tiernas (Ammar *et al.* 2004) y éstas son las especies más afectadas independientemente de su abundancia. Por tanto, la asociación espacial con especies no palatables que les ofrecen protección contra la herbivoría puede ser un mecanismo clave para la regeneración (Bobiec *et al.* 2011). Es probable que como consecuencia, los individuos de *Q. petraea* se encuentren asociados principalmente a los matorrales de *Genista florida*, ya que suelen ser rechazados por el ganado, al ser considerados no palatables o incluso por presentar cierta toxicidad para los ungulados (Osoro *et al.* 2000; Ammar *et al.* 2004), ejerciendo un buen efecto protector al no ser un foco de atracción para los herbívoros. Este tipo de asociación, denominada resistencia asociativa (“associational resistance”), se caracteriza porque las especies leñosas no preferidas por los herbívoros, ya sea debido a defensas físicas (espinas, pelos) o químicas (toxinas, elevadas concentraciones de componentes poco digeribles), proporcionan protección a las plántulas de roble al crecer en asociación con ellas (Bobiec *et al.* 2011).

Estructuras de regeneración de las principales leñosas colonizadoras

Reclutamiento de individuos de las tres especies objetivo

El mayor reclutamiento de *Quercus petraea* se produce principalmente en primavera, por tanto, la época más adecuada para estudiar la regeneración de esta especie parece ser después de esta estación, puesto que es en esta época en la que se produce la mayor incorporación de individuos. Conviene destacar que las incorporaciones que se han producido en el transecto fijo son bajas, lo que se debe a la escasa aportación de bellotas en la zona inventariada y no a una mortalidad excesiva de las bellotas. Se ha comprobado que la viabilidad de estas bellotas inventariadas no está relacionada con su aparente aspecto de salud, ya que la mitad de las bellotas que presentaban peor aspecto fueron viables. Sin embargo, su porcentaje de viabilidad sí que está relacionado con la posición en la que se encontraron a lo largo del transecto, siendo las bellotas recolectadas dentro del bosque las que muestran menor tasa de viabilidad. Este resultado sugiere que quizás sea en el bosque donde existe un mayor efecto predador de bellotas, por la mayor actividad animal que alberga (Hardt & Forman 1989; Milder *et al.* 2013), que puede contribuir a deteriorar más seriamente las bellotas impidiendo su germinación, es decir, condicionando su viabilidad (Gómez *et al.* 2003).

En el caso de *Cytisus scoparius*, la mayor parte de la incorporación de individuos se produce en verano y a finales de otoño, tanto para el conjunto de los inventarios del transecto fijo sin diferenciar posiciones, como en la zona de mina. Sin embargo, si se consideran únicamente los inventarios tomados en el bosque se observa una tendencia inversa, ya que el reclutamiento de individuos de *C. scoparius* desciende a lo largo del tiempo, siendo menor en los meses de mayo y octubre de 2007, es decir en primavera y otoño de 2007. Posiblemente el diferente comportamiento de la especie, en cuanto a su tasa de reclutamiento, esté relacionado con el micro-hábitat en el que se encuentra, ya que las condiciones ambientales que la especie soporta dentro del bosque son muy distintas a las que tiene que resistir en el área minera. Se sabe que *C. scoparius* es una especie que prefiere los claros y bordes de los bosques (Oria de Rueda 2003), más que los ambientes de bosque espesos. Por lo que tiene sentido que el reclutamiento de individuos sea más activo en los espacios más abiertos que reciben mayor cantidad de luz (Capítulo 3; Milder *et al.* 2013). Sin embargo en el bosque, el periodo de menor reclutamiento de *C. scoparius* coincide con el de mayor reclutamiento de *Q. petraea*, pudiendo ser la competencia entre ambas especies la explicación, ya que en condiciones de bosque posiblemente compiten mejor las plántulas de roble que las de *C. scoparius*. Por tanto, el invierno parece la mejor época para estudiar la regeneración de *C. scoparius* en el área de estudio, al haberse producido ya el mayor reclutamiento.

El patrón de reclutamiento de *Genista florida* es similar al de *C. scoparius*, siendo mayor en otoño ya que esta especie florece algo más tarde (observación personal), y la germinación de sus semillas es más sensible al estrés hídrico que *C. scoparius* (Taboada *et al.* 2009), con tendencias opuestas en el bosque y en la mina, posiblemente por las mismas razones expuestas anteriormente. Por tanto, también parece que el invierno es la época más adecuada para abordar el estudio de regeneración.

En conclusión, la época del año más adecuada para estudiar la regeneración de las tres especies leñosas seleccionadas, parece ser el invierno, una vez que se han producido las incorporaciones de primavera (especialmente en el caso de *Q. petraea*), de verano (especialmente en el caso de *C. scoparius*) y de otoño (especialmente en el caso de *G. florida*).

Mecanismos de regeneración

Quercus petraea

La mayor parte de la regeneración de *Quercus petraea* tiene lugar dentro del bosque y, en menor medida, en los primeros 12 m del área minera. En los Capítulos 3 y 6, se describe una tendencia descendente en la densidad de robles a lo largo del gradiente bosque-mina, que se explica fundamentalmente por el mecanismo primario de dispersión barócora que determina un descenso en la densidad a medida que aumenta la distancia a la fuente de semillas (Müller *et al.* 2007). Pasados los primeros 5 m de distancia al borde la presencia de individuos de *Q. petraea* se debería más bien a un mecanismo secundario de dispersión por animales, en concreto arrendajos y roedores como el ratón de campo (Gómez *et al.* 2003,2008; Den Ouden *et al.* 2005).

La principal estrategia de regeneración de *Q. petraea* es la vía germinativa, habiéndose encontrado únicamente en el bosque regeneración a partir de rebrote de raíz lateral, que al igual que en otros estudios (Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2008) presenta valores casi despreciables en cuanto a su contribución al número total de individuos (11%) y a la biomasa total (12%).

La relación entre la biomasa aérea y la subterránea parece presentar una tendencia descendente en los individuos del ambiente de mina, respecto de los del bosque, aunque no sea estadísticamente significativa, debido probablemente, al escaso número de robles descalzados en la mina. Este descenso puede relacionarse con el incremento del estrés hídrico en el ambiente de la mina, debido a la baja capacidad de retención de humedad de los sustratos mineros (López-Marcos 2012). De modo que bajo condiciones de mayor estrés hídrico las plantas de roble invertirían más en

el desarrollo de la parte subterránea que es la que les permite acceder al recurso limitante (Aranda *et al.* 2014).

Cytisus scoparius y *Genista florida*

La densidad de individuos de *C. scoparius* es mayor en el área minera y aumenta al incrementarse la distancia al borde del bosque hasta aproximadamente 12 m de distancia, para luego descender. En el caso de *Genista florida*, también muestra una menor densidad en el bosque que en la mina (aunque no estadísticamente significativa), pero en la mina no muestra una tendencia clara. En el Capítulo 3, en el que se realizó un muestreo más amplio, ambas especies mostraron un comportamiento similar, con un incremento de la densidad de individuos desde el bosque hacia la mina hasta una distancia en la que alcanzan la máxima densidad (10 m para *G. florida* y 15 m para *C. scoparius*), para luego descender progresivamente. Este patrón de colonización se relaciona con la preferencia de estas especies por los bordes de los bosques (Oria de Rueda 2003) y se pueden considerar como activas colonizadoras de escombreras y minas de carbón en el Norte de Palencia (Alday *et al.* 2014, 2015; Torroba-Balmori *et al.* 2015).

En la zona de estudio se observa que *C. scoparius* se regenera exclusivamente por vía germinativa (a partir de semilla) en ambos ambientes (bosque y mina), mientras que *G. florida* muestra además regeneración vegetativa a partir de rebrote de raíz lateral, pero sólo en la posición más alejada de la mina, siendo mucho menos importante que la vía germinativa (3,7% de los individuos y 7% de la biomasa). El escaso número de individuos de *G. florida* descalzados en este estudio nos impide afirmar que esta especie sólo se regenera vegetativamente en la mina. Tal vez la respuesta vegetativa tenga lugar tras una perturbación que destruya la biomasa aérea, ya sea fuego, corte, alto consumo por herbívoros, etc., porque para otras especies de matorral de leguminosas apenas hay rebrote sin destrucción de la parte aérea (ver Fernández-Santos & Gómez-Gutiérrez 1994 para *Cytisus oromediterraneus* y Fernández-Santos *et al.* 1999 para *Cytisus multiflorus*).

Como han señalado algunos autores (Bossard 1990, 1993; Smith & Harlen 1991; Paynter *et al.* 1996) las plantas grandes de *C. scoparius* pueden dispersar sus semillas por dehiscencia explosiva, pero también puede producirse una dispersión secundaria, principalmente por hormigas (ver Bossard 1991 para *C. scoparius*), o incluso las semillas pueden proceder de un hipotético banco en el suelo (Valbuena & Trabaud 2001). Sin embargo, los suelos empleados en el recubrimiento de los estériles de carbón en el norte de Palencia tienen un banco muy pobre, y entre las especies registradas no aparece ninguno de los matorrales que activamente colonizan las minas restauradas (González-Alday *et al.* 2009). Por tanto, lo más probable es que los grandes matorrales actuales

surgiesen a partir de la llegada de las primeras semillas a las zonas más interiores de la mina, mediante dispersión secundaria biótica o abiótica, mientras que el mecanismo de dehiscencia explosiva primaría en el borde de la mina próximo al bosque.

En cuanto a la relación entre la biomasa aérea y subterránea para estas dos especies de leñosas sub-arbóreas, se observa una posible tendencia descendente en la mina junto al bosque y una tendencia a aumentar dicha relación al incrementarse la distancia al borde dentro de la mina. Este resultado contradice la hipótesis inicial que suponía que la situación de mayor estrés al que se ven sometidas las plantas en la mina debería favorecer su inversión en biomasa radicular frente a la aérea. Ahora bien, es probable que la explicación se relacione con la menor competencia interespecífica entre las raíces en el ambiente de mina, por la menor densidad de leñosas, lo que puede contribuir a un mayor desarrollo de la parte aérea. En el ambiente de mina no hay árboles cuyas raíces podrían competir con los arbustos, y las raíces de las herbáceas son mucho más cortas. Además, habría que tener en consideración la edad de las plantas de ambos arbustos, puesto que la edad también podría influir en la relación biomasa-aérea/biomasa-subterránea. Por tanto, queda abierta esta futura línea de trabajo, en la que se reanalizarían los datos una vez clasificados los individuos en grupos de edad.

Referencias bibliográficas

- Alday, J.G., Santana, V.M., Marrs, R.H. & Martínez-Ruiz, C. 2014. Shrub-induced understory vegetation changes in reclaimed mine sites. **Ecological Engineering**, 73: 691-698
- Alday, J.G., Zaldívar, P., Torroba-Balmori, P., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Natural forest expansion on reclaimed coal mines in Northern Spain: the role of native shrubs as suitable microsites. **Environmental Science and Pollution Research**, doi: 10.1007/s11356-015-5681-2.
- Alpert, P. & Mooney, H.A. 1996. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. **Vegetatio**, 122: 83-93.
- Ammar, H., López, S., González, J.S. & Ranilla, M.J. 2004. Seasonal variations in the chemical composition and in vitro digestibility of some Spanish leguminous shrub species. **Animal Feed Science and Technology**, 115: 327-340.
- Aranda, I., Ramírez-Valiente, J.A. & Rodríguez-Calcerrada, J. 2014. Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*: variación inter- e intra-específica. **Ecosistemas**, 23: 27-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.05
- Bauer, H.J. 1973. Ten years' studies of biocenological succession in the excavated mines in the Cologne district, pp 271-284. En: Hutnik, R.J. & Davis, G. (eds.), **Ecology and reclamation of devastated land**. Gordon & Breach, New York.
- Bertness, M.D. & Callaway, R. 1994. The role of positive forces in natural communities. **Trends in Ecology and Evolution**, 9: 191-193.

- Bobiec, A., Kuijper, D.P.J., Niklasson, M., Romankiewicz, A. & Solecka, K. 2011. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration in early successional woodlands grazed by wild ungulates in the absence of livestock. **Forest Ecology and Management**, 262: 780-790.
- Bossard, C.C. 1990. Tracing of ant-dispersed seeds: a new technique. **Ecology**, 7: 2370-2371.
- Bossard, C.C. 1991. The role of habitat disturbance, seed predation, and ant dispersal on the establishment of the exotic shrub *Cytisus scoparius*. **American Midland Naturalist**, 126: 1-13.
- Bossard, C.C. 1993. Seed germination in the exotic shrub *Cytisus scoparius* (Scotch broom) in California. **Madroño**, 40: 47-61.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. **Botanical Review**, 61: 306-49.
- Cano, A., Navia, R., Amezaga, I. & Montalvo, J. 2002. Local topoclimate effect on short-term cutslope reclamation success. **Ecological Engineering**, 18: 489-498.
- Castro, J., Zamora, R. & Hódar, J.A. 2006. Restoring the forests of *Quercus pyrenaica* Willd. using pioneer shrubs as nurse plants. **Applied Vegetation Science**, 9: 137-142.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. & Gómez-Aparicio, L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. **Restoration Ecology**, 12: 352-358.
- Chambel, M.R., Climent, J., Alia, R. & Valladares, F. 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. **Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales**, 14: 334-344.
- Cruz-Padilla, M. 1993. **Estudio ecogenético de poblaciones vegetales en medios alterados: minería de carbón**. PhD Dissertation, University of León.
- Den Ouden, J., Jansen, P.A. & Smit, R. 2005. Jays, mice and oaks: predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in north-western Europe, pp 223-239. En: Forget, P.M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. & Vander Wall, S.B. (eds.), **Seed fate: predation, dispersal, and seedling establishment**. CABI Publishing, Wallingford.
- Fernández-Santos, B. & Gómez-Gutiérrez, J.M. 1994. Changes in *Cytisus balansae* populations after fire. **Journal of Vegetation Science**, 5: 463-472.
- Fernández Santos, B., Gómez-Gutiérrez, J.M. & Moreno-Marcos, G. 1999. Effects of disturbance caused by traditional Spanish rural land use on the regeneration of *Cytisus multiflorus*. **Applied Vegetation Science**, 2: 239-250.
- Fogarty, G. & Facelli, J.M. 1999. Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs. **Plant Ecology**, 144: 27-35
- Forman, R.T.T. 1995. **Land mosaics: the ecology of landscape and regions**. Cambridge, UK
- Franco-Pizaña, J. G., Fulbright, T.E., Gardiner, D.T. & Tipton, A.R. 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. **Journal of Vegetation Science**, 7: 257-264.
- Frouz, J., Vobořilová, V., Janoušová, I., Kadochová, Š. & Matějčík, L. 2015. Spontaneous establishment of late successional tree species English oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) at reclaimed alder plantation and unreclaimed post mining sites. **Ecological Engineering**, 77: 1-8.
- García, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. **Journal of Vegetation Science**, 12: 839-848.
- García-Ibáñez, E. 2001. **Efecto sobre el suelo de la hojarasca de arbustos en la Sierra de Guadarrama**. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid
- Gómez, J.M., Hódar, J.A., Zamora, R., Castro, J. & García, D. 2001. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. **Canadian Journal of Botany**, 79: 739-746.

- Gómez, J.M., García, D. & Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. **Forest Ecology and Management**, 180: 125-134
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C. & Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. **Oecologia**, 155: 529-537
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R. & Boettinger, J.L. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. **Journal of Vegetation Science**, 16: 191-198.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J. & Hódar, J.A. 2008. Facilitation of tree sapling by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? **Journal of Vegetation Science**, 19: 161-172
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & Baraza, E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. **Ecological Applications**, 14 (4): 1128-1138
- González-Alday, J., Marrs, R. & **Martínez-Ruiz, C.** 2009. Soil seed bank formation during early revegetation after hydroseeding in reclaimed coal wastes. **Ecological Engineering**, 35: 1062-1069.
- Hardt, R.A. & Forman, R.T.T. 1989. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. **Ecology**, 70: 1252-1260
- Jordana, R., Arbea, J.I. 1987. Effects of reforestation by conifers in natural biotopes of middle and south Navarra (northern Spain). **Revue Suisse de Zoologie**, 94: 491-502
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T. & Arroyo, J. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. **Ecosistemas**, 1: 1-10
- López-Barrera, F., Manson, R.H., González-Espinosa, M. & Newton, A. 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. **Landscape Ecology**, 22: 189-203
- López-Marcos, D. 2012. **Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España**. Tesis Fin de Máster. Universidad de Valladolid.
- López-Marcos, D., Turrión, M.B. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Influencia de la heterogeneidad edáfica y de la topografía en la composición de especies vegetales sobre escombreras mineras de carbón del norte de España, pp. 215-224. En: Martínez Ruiz, C., Lario Ieza, F.J. & Fernández-Santos, B. (eds.), **Avances en la restauración de sistemas forestales. Técnicas de implantación**. AEET-SECF, MADRID
- Martínez-Ruiz, C. & Marrs, R.H. 2007. Some factors affecting successional change on uranium mine wastes: Insights for ecological restoration. **Applied Vegetation Science**, 10: 333-342.
- Martín-Sanz, R.C., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Early dynamics of natural revegetation on roadcuts of the Salamanca province (CW Spain). **Ecological Engineering**, 75: 223-231.
- Milder, A.I., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2008. Influencia de la forma del borde del bosque en la colonización de leñosas: Aplicaciones en restauración de escombreras mineras. **Cuadernos de la SECF**, 28: 259-264.
- Milder, A.I.; Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2013. Colonization patterns of woody species on lands mined for coal in Spain: preliminary insights for forest expansion. **Land Degradation and Development**, 24(1): 39-46.
- Müller, S.C., Overbeck, G.E., Pfadenhauer, J. & Pillar, V.D. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. **Plant Ecology**, 189: 1-14
- Oria de Rueda, J.A. 2003. **Los bosques de Castilla y León**. Ámbito, Valladolid.
- Osoro, K., Celaya, R., Martínez, A. & Zorita, E. 2000. Pastoreo de las comunidades vegetales de montaña por rumiantes domésticos: producción animal y dinámica vegetal. **Pastos**, XXX (1): 3-50.
- Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. **Frontiers in Ecology and the Environment**, 4: 196-202.

- Pajunen, A., Virtanen, R. & Roininen, H. 2012. Browsing-mediated shrub canopy changes drive composition and species richness in forest-tundra ecosystems. **Oikos**, 121: 1544-1552.
- Paynter, Q., Fowler, S., Hinz, H., Memmott, J., Shaw, R., Sheppard, A. & Syrett, P. 1996. Seed predation, seed banks and seed-limitation: are seed-feeding insects of use for the biological control of broom?, pp: 495-501. En: Moran, V.C. & Hoffmann, J.H. (eds.), **Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of weeds**. University of Cape Town, Stellenbosh, South Africa.
- Pérez-Ramos, I.M. & Marañón, T. 2008. Factors affecting post-dispersal seed predation in two coexisting oak species: Microhabitat, burial and exclusion of large herbivores. **Forest Ecology and Management**, 255: 3506-3514.
- Rodríguez, J., Pardos, J.A., Gil, L., Reich, P.B. & Aranda, A. 2008. Light response in seedling of temperate (*Quercus petraea*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. **Plant Ecology**, 195: 273-285.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Pardos, J.A., Gil, L., Reich, P.B. & Aranda, I. 2008. Light response in seedlings of a temperate (*Quercus petraea*) and a sub-Mediterranean species (*Quercus pyrenaica*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. **Plant Ecology**, 195: 273-285
- Smith, J.M.B. & Harlen, R.L. 1991. Preliminary observations on the seed dynamics of broom (*Cytisus scoparius*) at Barrington Tops, New South Wales. **Plant Protection Quarterly**, 6(2): 73-78.
- Taboada Díaz, F.J., Cornide Paz, T. & Díaz Vizcaíno, E.A. 2009. Germinación de siete leguminosas arbustivas del NO de la Península Ibérica en un gradiente experimental de sequía. Ref: 5CFE01-034, 12pp. En: **Montes y Sociedad:Saber qué hacer**. 5ª Congreso Forestal Español. S.E.C.F., Junta Castilla y León.
- Torroba-Balmori, P., Zaldívar, P., Alday, J.G., Fernández-Santos, B. & Martínez-Ruiz, C. 2015. Recovering *Quercus* species on reclaimed coal wastes using native shrubs as restoration nurse plants. **Ecological Engineering**, 77: 146-153
- Valbuena, L. & Trabaud, L. 2001. Contribution of the soil seed bank to post-fire recovery of a heatland. **Plant Ecology**, 152: 175-183.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martínez Ferri, E., Pérez-Corona, E. & Manrique, E. 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? **New Phytologist**, 156: 457-467.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. **Journal of Ecology**, 78: 356-373.

Capítulo 8



Capítulo 8

Conclusiones generales

1. Los patrones de colonización de las especies leñosas en las minas de carbón restauradas del norte de la provincia de Palencia se ven influenciados, en parte, por las variaciones a pequeña escala en los factores abióticos a lo largo del gradiente bosque-mina.
2. La composición de especies leñosas del bosque no es un buen predictor de la intensidad de colonización, ni siquiera de la composición de especies del área minera. La especie claramente dominante en el bosque (*Quercus petraea*) es una de las menos abundantes en la zona de la mina, mientras que las especies que más activamente colonizan el bosque (*Cytisus scoparius* y *Genista florida*) no son especialmente abundantes en el borde del bosque.
3. La intensidad de colonización de leñosas decrece al incrementarse la distancia al borde del bosque, siendo mayor la colonización en los bordes cóncavos que en los convexos, mientras que los bordes rectos ocupan una posición intermedia. La mayor intensidad y frecuencia de ramoneo se produce, sin embargo, en los bordes convexos, debido a que los individuos de *Q. petraea* se concentran en sus proximidades y a la menor densidad de plantas de *Cytisus scoparius*, lo que reduce el efecto protector de los matorrales frente a los herbívoros.
4. En particular, la densidad de individuos de *Q. petraea* se ve influida por los diferentes ambientes identificados a lo largo del gradiente bosque-mina, siendo mayor en el bosque natural adyacente y disminuyendo hacia el ambiente de mina más alejado del bosque, de forma que la mayor parte de la colonización se concentra en la zona de la mina más próxima al borde del bosque.
5. Existe un efecto positivo de los matorrales sobre el establecimiento de plántulas de *Q. petraea* en ambos ambientes mineros, que se incrementa a medida que el ambiente se vuelve más estresante (desde el borde de la mina al centro de la mina), y se debe a distintas características estructurales de los matorrales en cada ambiente de la mina.
6. El efecto nodriza que ejerce el matorral en el área de estudio, facilitando la presencia y colonización de plántulas de *Q. petraea*, se produce no sólo gracias a la mejora de las condiciones ambientales bajo su cubierta, sino también debido a su protección mecánica frente a los herbívoros. Estos resultados apoyan la idea de usar los matorrales como especies ingenieras de los ecosistemas, con el objetivo de crear una rápida y heterogénea cobertura de

matorral que proporcione micrositios favorables para el establecimiento de plántulas de *Quercus*.

7. La mejor época para la realización del muestreo de regeneración para las tres especies estudiadas (*Q. petraea*, *C. scoparius* y *G. florida*) es el invierno, al haberse producido ya las incorporaciones de primavera (principalmente de *Q. petraea*), verano (principalmente de *C. scoparius*) y otoño (principalmente de *G. florida*).
8. La baja tasa de incorporaciones de *Q. petraea* en el transecto fijo se debe al bajo número de bellotas registrado, cuya viabilidad no parece estar relacionada con su aparente aspecto de salud, aunque sí varía según la posición que ocupan a lo largo del gradiente bosque-mina.
9. La principal estrategia de regeneración de *Q. petraea* es la vía germinativa, habiéndose encontrado únicamente en el bosque regeneración a partir de rebrote de raíz lateral. *C. scoparius* se regenera exclusivamente por vía germinativa (a partir de semilla) en ambos ambientes. Y *G. florida* que se regenera por vía germinativa fundamentalmente, aunque se han encontrado individuos procedentes de rebrote vegetativo a partir de raíces laterales, pero solo en la mina a unos 40 m de distancia al borde.
10. Solamente los individuos de *Q. petraea* parecen presentar una tendencia a reducir la relación entre la biomasa aérea y la subterránea al pasar del ambiente de bosque al de mina, aunque la tendencia no sea estadísticamente significativa. En el caso de *C. scoparius* y *G. florida* se observa una tendencia a reducir la relación entre la biomasa aérea y la subterránea en la mina junto al bosque, mientras que dicha relación aumenta al incrementarse la distancia al borde del bosque.

Implicaciones para la restauración

1. Quince años tras la restauración de minas de carbón en el norte de Palencia, las concavidades del límite bosque-mina tienen parches densos de *Cytisus scoparius* con una dispersa cobertura de *Genista florida*, que pueden actuar como plantas nodrizas facilitando el establecimiento de bellotas de *Q. petraea* en las áreas mineras. Por tanto, las características de los bordes entre ecosistemas o elementos del paisaje ofrecen la potencialidad de ser usados en el proceso de restauración de los bosques nativos, en áreas degradadas por la minería u otras actividades, sobre la base de procesos naturales. Plantar arbustos a lo largo del borde bosque-mina, para construir concavidades y acentuar las poco pronunciadas, podría favorecer la expansión del bosque hacia la mina.

2. La restauración de los ambientes degradados, como es el caso de los ambientes mineros, podría ser optimizada utilizando procesos naturales, como la incorporación de los procesos de facilitación matorral-árbol entre las labores de restauración. De este modo no sólo se reducirían los costes económicos de las restauraciones paisajísticas, al reducirse los gastos de mantenimiento de las labores propuestas, sino que además se ampliarían los objetivos primarios de la restauración, más allá de la estabilización del sustrato y reducción de la erosión, hacia el intento de recuperación de la biodiversidad. Esta técnica de reforestación imita el proceso natural de sucesión en la zona y, gestionada adecuadamente, podría acelerar la transición desde zonas degradadas ocupadas por matorral hacia bosques maduros.
3. Teniendo en cuenta, además, que la cubierta de matorral aparece de forma espontánea en las minas y, por tanto ya está presente en la mayor parte de las áreas degradadas de cierta edad no sería necesaria su introducción para poder aplicar esta técnica de restauración basada en las interacciones positivas matorral-árbol, excepto en las zonas centrales de las áreas restauradas donde el matorral tardará más en llegar.
4. Teniendo en cuenta que la reproducción vegetativa se considera como el modo más exitoso de colonizar minas de carbón restauradas en diferentes partes del mundo, valorar la influencia que el ambiente (bosque/mina), y su grado de perturbación pueden tener sobre la contribución de cada vía regenerativa a la expansión de las especies leñosas colonizadoras, podría ser muy útil para poder establecer recomendaciones de cara a introducir el propágulo más adecuado en la revegetación de espacios degradados por la minería de carbón a cielo abierto.

